Nicht f. d. Austausch

Untersuchungen zur näheren Kenntnis schädlicher Insekten
in Landwirtschaft und Gartenbau
aus dem Institut für landwirtschaftliche Zoologie der Universität Berlin

I. Teil

Biologische und morphologische Studien an schädlichen Wiesenschnaken (Tipulidae, Dipt.)

(Mit 43 Abbildungen)

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde genehmigt von der
Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Friedrich-Wilhelms-Universität zu Berlin

Von

Kurt Sellke
aus Schwartowke in Pommern

Tag der mündlichen Prüfung: 10. Juni 1936
Tag der Promotion: 10. Dezember 1936

Akademische Verlagsgesellschaft m. b. H.
Leipzig 1936

569

Untersuchungen zur näheren Kenntnis schädlicher Insekten
in Landwirtschaft und Gartenbau
aus dem Institut für landwirtschaftliche Zoologie der Universität Berlin

I. Teil

Biologische und morphologische Studien an schädlichen Wiesenschnaken (Tipulidae, Dipt.)

(Mit 43 Abbildungen)

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde genehmigt von der
Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Friedrich-Wilhelms-Universität zu Berlin

Von

Kurt Sellke
aus Schwartowke in Pommern

Tag der mündlichen Prüfung: 10. Juni 1936
Tag der Promotion: 10. Dezember 1936

Akademische Verlagsgesellschaft m. b. H.
Leipzig 1936

Dissertation der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Friedrich-Wilhelms-Universität zu Berlin

Referenten: Prof. Dr. Hanns von Lengerken
Prof. Dr. Carl Zimmer

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Sonderdruck aus „Zeitschrift für Wissenschaftliche Zoologie“, Abt. A
Band 148, Seite 465—555. 1936
Akademische Verlagsgesellschaft m. b. H., Leipzig.

Meinen lieben Eltern

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41535701_0087

Inhaltsübersicht.

I. Einleitung S. 466. — II. Literaturübersicht S. 466. — III. Material und Aufzucht S. 467. — IV. Biologie der Mücken S. 468. — 1. Systematik und Verbreitung S. 468. — 2. Allgemeines Verhalten der Mücken S. 471. — 3. Halterenbiologie S. 478. — 4. Kopulationserscheinungen S. 483. — a) Der männliche Kopulationsapparat S. 483. — b) Der weibliche Kopulationsapparat S. 486. — c) Die Kopula S. 487. — d) Paarungsgewohnheiten S. 491. — V. Ei und Embryonalentwicklung S. 494. — VI. Biologie und Morphologie der Larven S. 499. — 1. Die Junglarven S. 499. — a) Ernährung und Fraß der Junglarven S. 502. — b) Wachstum der Junglarven S. 503. — 2. Die älteren Stadien (allgemeines Verhalten) S. 504. — 3. Fraßtätigkeit und Schadbild S. 510. — 4. Die Kopfkapsel und die Fraßmechanik S. 511. — a) Die Kopfkapsel S. 512. — b) Die Mundteile S. 513. — c) Das Zusammenwirken der Mundteile S. 517. — 5. Morphologie, Histologie und Physiologie des Darmes S. 518. — a) Verlauf und Gliederung des Darmes S. 519. — b) Der Vorderdarm der Larve S. 520. — c) Das Mitteldarmrohr und die Sekretschläuche S. 521. — d) Der Enddarm S. 525. — e) Der Weg der Nahrung S. 528. — 6. Die Frage der Verdauungssymbiose S. 531. — 7. Das Nervensystem S. 534. — a) Das Zentralnervensystem S. 534. — b) Das sympathische Nervensystem S. 535. — 8. Bewegungs-, Reflex- und Reizerscheinungen S. 536. — 9. Der Kannibalismus S. 545. — VII. Biologie der Puppe S. 548. — VIII. Zusammenstellung der wichtigsten Ergebnisse S. 550. — Literaturverzeichnis S. 552.

I. Einleitung.

Die vorliegende Untersuchung erstreckt sich auf die Biologie und Morphologie der Wiesenschnaken *Tipula paludosa* Meig., *T. czizeki* de J. und *T. oleracea* L. Diese Mücken sind unter die landwirtschaftlichen Großschädlinge zu rechnen. Seit 200 Jahren sind Verheerungen durch ihre Larven bekannt, und Jahr für Jahr treten auch jetzt noch örtlich begrenzte Schäden auf, die empfindliche Ertragsminderung auf Grünland, Ackerland und Gemüsebauflächen bewirken. Trotz der sehr umfangreichen Literatur rein naturkundlichen und auch angewandtpraktischen Charakters über *Tipula* waren — und bleiben — viele Fragen offen.

Die Arbeit wurde im Institut für landwirtschaftliche Zoologie der Universität Berlin unter Anleitung von Prof. H. v. Lengerken ausgeführt. Herr Prof. Dr. Ludwigs, Direktor der Hauptstelle für Pflanzenschutz Potsdam-Luisenhof, gestattete mir die Mitarbeit an einschlägigen Bekämpfungsversuchen. Herr Dr. M. Schmidt, Potsdam, überließ mir Material, Herr Gartenbauinspektor Pauck, Potsdam, half mir bei der Durchführung von Freilandbeobachtungen. Herrn Dr. Wetzel vom Deutschen Kalisyndikat, Berlin, verdanke ich die Ermöglichung von Experimenten zur Bekämpfungsdüngung. Herr Oberregierungsrat Dr. Stapp und Herr Dr. Bortels, Biologische Reichsanstalt für Land- und Forstwirtschaft Berlin-Dahlem, setzten Bakterienkulturen für mich an. Herrn Prof. Dr. Mevius, Münster, danke ich für die Überlassung des Mikromanipulators. Ferner sage ich Herrn Prof. Dr. P. Buchner, Leipzig, für Auskünfte und Herrn Kustos Prof. Dr. Enderlein, Berlin, für die Überlassung von Literatur meinen Dank. Herr Bauer Rückum, Burg (Spreewald), erteilte mir freundlich den Zutritt zu seinen Wiesenflächen.

II. Literaturübersicht.

Die Tipuliden haben schon früh wissenschaftliche Beobachtungen auf sich gelenkt. Aldrovandi erwähnt 1602 die Gattung *Tipula* unter der Bezeichnung *Culex maximus*. Namhafte ältere Entomologen, wie Goedart (1700), Ray (1710), Réaumur (1740), Rösel v. Röselhof (1750) und Swammerdam (1752) untersuchten bereits biologische Fragen. Die wichtigsten Arbeiten über die Systematik der Wiesenschnaken lieferten Linné (1758), Meigen (1830) und de Jong (1925). Ausführliche Untersuchungen über das männliche Hypopyg der Schnaken vom vergleichenden Standpunkt stellte Westhoff (1882) an. Vier zusammenfassende Arbeiten von Bodenheimer (1923 und 1924) enthalten eine historische Wiedergabe des bisherigen Schrifttums und ein über 250 einzelne Titel aufzählendes Literaturverzeichnis. Die eigenen Untersuchungen des Verfassers über die Morphologie und Biologie aller Entwicklungsstadien der Wiesenschnaken weisen viele Ungenauigkeiten und Irrtümer auf. Von besonderer Bedeutung für die Kenntnis von *Tipula* ist eine vorzügliche holländische Studie von de Jong (1925). Diese wenig bekannte Arbeit bringt Ergebnisse aus mehrjährigen Züchtungsversuchen.

Auch zur Bearbeitung von Teilfragen ist die Gattung *Tipula* oft herangezogen worden, z. B. seit Anfang des 18. Jahrhunderts zu Untersuchungen über das Halterenproblem, weil die langen Schwingkölbchen bei diesen Dipteren leicht zugänglich sind. Die zahlreichen alten Theorien über die Funktion dieser Organe wurden durch die Arbeiten v. Buddenbrocks (1919) aufgehoben. Die auf eine Verdauungssymbiose hinweisenden Baueigentümlichkeiten des larvalen Darmtraktus berührte zuerst Buchner (1927).

Über die Bekämpfung der schädlichen Larven hat Gasow (1933) zusammenfassend veröffentlicht. Ein Flugblatt der Biologischen Reichsanstalt über Lebensweise und Bekämpfung der Wiesenschnaken stammt von demselben Verfasser. Die Zahl der in der landwirtschaftlichen Fachpresse verstreuten Aufsätze über Wiesenschnakenschäden und Gegenmittel ist sehr groß. Literatur über Spezialfragen wird zu den einzelnen Abschnitten herangezogen. Weitere Hinweise finden sich im Verzeichnis.

III. Material und Aufzucht.

Die Jahre 1930—1934 mit trockener Witterung waren der Entwicklung der Wiesenschnaken nicht günstig. Deshalb sind auch in solchen Gegenden, die früher regelmäßig unter *Tipula*-Kalamitäten litten, Gradationen selten geworden. Kein Jahr vergeht jedoch ganz ohne Schadauftreten.

Die Larven der Wiesenschnaken finden sich fast in jedem Rasen, normalerweise aber recht vereinzelt.

Um für Züchtungszwecke ausreichendes Material zu erhalten, bat ich sämtliche deutschen Hauptstellen für Pflanzenschutz sowie die Staatlichen Moorverwaltungen in Ostfriesland, Hannover, Schleswig-Holstein und Ostpreußen um Zusendung lebender Larven und Mitteilungen über das Auftreten der Schädlinge. Ich erhielt darauf von den verschiedensten Stellen Material zugeschickt mit Hinweisen über den Grad des Vorkommens der »Aemel« am Sammelort. Zum größten Teil konnte ich die Larven bis zur Imago durchzüchten. — Eine andere ergiebige Materialquelle vermittelte mir die Hauptstelle für Pflanzenschutz Potsdam-Luisenhof. Die Wiesen der Gemarkung Burg (Spreewald) zeigten seit Jahren Schnakenlarvenbefall, der neu angesäte Umbrüche und alte Überschwemmungswiesen vernichtete. Ich konnte auf den stark beschädigten Flächen den Larven leicht nachgraben und so hinreichend viele Individuen sammeln. Außerdem waren mir hier Freilandbeobachtungen und Bekämpfungsversuche möglich, und es ließen sich endlich dort die Zuchtergebnisse im Laboratorium stets mit den Verhältnissen im Freien vergleichen. Die Larven wurden teils in Erdzuchten in Blumentöpfen und Tonkästen gehalten, teils ohne Erde zur Beobachtung in Glasschalen untergebracht. Die Imagines hielt ich in gazebespannten Holzkäfigen oder auch pärchenweise in Glasgefäßen. Zum Vergleich mit den untersuchten Wiesenschnaken züchtete ich noch *Tipula vernalis* Meig., *T. lateralis* Meig., *Pachyrhina lunulicornis* Schum. und *P. maculata* Meig. Ferner hielt ich zu Versuchen zeitweise *Tipula maxima* Poda und zu gelegentlichen Beobachtungen noch andere Arten der Gattungen *Tipula*, *Pachyrhina* und *Poecilostola*.

Die für morphologische und histologische Beobachtungen sowie für einzelne physiologische Versuche getroffenen Vorkehrungen werden an den betreffenden Stellen erwähnt.

IV. Biologie der Mücken.

1. Systematik und Verbreitung.

Die Systematik der pflanzenschädlichen Arten der Gattung *Tipula* ist durch die Arbeiten DE JONGS (1925) geklärt. Eine sich über 170 Jahre hinstreckende literarische Erörterung wurde durch sie beendet.

LINNÉ (1758) beschrieb eine Art als *Tipula oleracea*. MEIGEN (1830) stellte eine nahe verwandte Spezies, *T. paludosa*, hinzu und unterschied sie nach Farbmerkmalen. Weder MEIGENS Bestimmungstabelle noch alle folgenden Definitionen von SCHUMMEL (1838), SCHETTERSTÄDT (1850), SCHINER (1864) und VAN DER WULP (1897) sind für eine sichere Unterscheidung brauchbar. Seit WESTHOFF (1882) und BELING (1884) erstreckt sich die Artdiagnose auf das männliche Hypopyg. Auch die Untersuchungen von MIK (1886), VERRALL (1888), LUNDSTRÖM (1907), CZIZEK (1913) und PIERRE (1924) bringen keine Lösung der Speziesfrage, die nicht nur vom wissenschaftlichen, sondern auch vom praktischen Standpunkt aus bedeutungsvoll ist. Zuletzt griff BODENHEIMER (1924) das Artenproblem auf, versuchte aber die Lösung auf dem falschen Weg und erhielt ein unrichtiges Ergebnis. Er trug nämlich die gesamte systematische Literatur zusammen und unterzog die bei 54 Autoren zitierten artdiagnostischen Merkmale einer kritischen Beurteilung. Dabei ergab sich, daß die angeführten Besonderheiten in der Ausfärbung der Flügel oder des Körpers und auch die morphologischen Unterschiede am Hypopyg oder im Flügelgeäder so variabel waren, daß sich damit eine Aufteilung in zwei Arten nicht halten ließ. BODENHEIMER faßte also *T. oleracea* und *T. paludosa* als synonym auf. Dieses Fehlurteil ist ein klarer Beleg dafür, daß bei so wenig unterschiedenen Formen, wie sie die Wiesenschnaken darstellen, die Aufstellung von Artcharakteren aus totem Sammlungsmaterial unsicher ist. Hier muß der Weg umgekehrt gehen: Das Züchtungsexperiment scheidet einwandfrei die Arten auf Grund biologischer Verschiedenheiten, und im Anschluß daran ist die Aufstellung eines morphologischen Bestimmungsschemas nur noch ein Nebenergebnis.

Bemerkenswert ist allerdings, daß die beiden in Deutschland häufigsten Wiesenschnakenarten nicht früher an äußeren Anzeichen erkannt worden sind, denn beide unterscheiden sich u. a. in der Länge der Antennen um ein Glied. Auch CZIZEK (1913), dem sicher diese Arten vorlagen, übersah den Unterschied.

DE JONG wies durch Züchtung nach, daß BODENHEIMERS Synonymsetzung ein Irrtum war. Er fügte sogar den beiden früheren Arten *T. oleracea* L. und *T. paludosa* MEIG, noch eine neue Spezies, *T. czizeki* DE JONG, hinzu. Alle drei Arten grenzen sich biologisch und auch morphologisch streng gegeneinander ab. DE JONG fand, daß *T. oleracea* zwei Generationen im Jahre besitzt, deren erste im Mai, deren zweite im September fliegt. Die beiden anderen schädlichen Schnakenarten haben nur eine Generation. *T. paludosa* fliegt von Ende Juli bis Anfang September, *T. czizeki* dagegen von Ende September bis Ende Oktober. Diese Art ist also ein Herbsttier.

Weitere biologische Unterschiede werden in besonderen Kapiteln behandelt.

Für die morphologische Unterscheidung der drei Arten genügt folgende Tabelle:

1. Antennen 14gliedrig . . . . . *T. paludosa* Meig.
   Antennen 13gliedrig . . . . . 2.
2. Pars secunda der Appendices intermediae des ♂ sichelförmig gebogen . . . . . *T. oleracea* L.
   Pars secunda der Appendices intermediae des ♂ knopfförmig . . . . . *T. czizeki* de J.

Zur Zusammenstellung auch der übrigen (für das Bestimmungsschema nicht erforderlichen) morphologischen Verschiedenheiten sei in freier Übersetzung ein kurzer Auszug aus der Tabelle mitgeteilt, in der de Jong gleichzeitig eine parallellaufende Beschreibung der Imagines gibt:

T. oleracea.	*T. paludosa.*	*T. czizeki.*
Fühler 13gliedrig, Flügel beim ♂ und ♀ länger als Abdomen.	Fühler 14gliedrig, Flügel beim ♂ länger, beim ♀ kürzer als Abdomen.	Fühler 13gliedrig, Flügel beim ♂ länger, beim ♀ ungefähr so lang wie Abdomen.
Färbung hellgrau.	Hellbraun-fleischfarben.	Dunkel-schwarzgrau.
Appendices intermediae der ♂♂:		
Pars prima nagelförmig, an der Basis beinahe rechteckig gebogen.	Nagelförmig, gleichmäßig gebogen (Abb. 4, 1).	Nagelförmig, gleichmäßig gebogen.
Pars secunda sichelförmig nach vorn gebogen, am Fuß ein Dorn eingepflanzt.	Knopfförmig, an der Basis schmal. Am Fuß dornförmiger Fortsatz (Abb. 4, 2).	An der Basis nicht verschmälert; an der breiten Spitze eine kleine Erhebung vorhanden.
Pars tertia schmal, spitz zulaufend, endigt in nach unten gebogenes Spitzchen. Oberrand unbehaart, am Unterrand Borsten. Farbe überwiegend schwarz, Oberrand bernsteinbraun.	Breit, an der Spitze auch. Auf dem oberen Rand der runden Spitze gelbe Haare. Unterrand trägt auch Borsten. Farbe bernsteingelb, der nach unten gekehrte Rand braunschwarz (Abb. 4, 3).	Breit, an der Spitze auch. Endigt in ein nach unten gebogenes Spitzchen. Am oberen Rand der runden Spitze gelbe Haare. Unterrand trägt ebenfalls Borsten. Farbe bernsteingelb, Unterrand braunschwarz.
Pars quarta stumpf, schwarz.	Spitz, bernsteingelb, Ende schwarz.	Spitz, bernsteingelb, Ende schwarz.
Legeapparat der ♀♀:		
Die obersten beiden Klappen lang, schmal und gut beweglich, die untersten kürzer. Farbe braun.	Ebenso. (Abb. 3b).	Ebenso. Farbe braun, jedoch auf der Basis der dorsalen Lamellen ein schwarzbrauner Fleck.

Ein Vergleich dieser Aufstellung mit Bodenheimers Abbildungen läßt erkennen, daß dieser Verfasser überhaupt nur Material der einen Art, *T. paludosa*, geprüft hat. Er suchte also nach Artunterschieden innerhalb einer einzigen Spezies und fand natürlich nur fluktuierende Modifikationen, die ihn zu einer Zusammenziehung veranlaßten. Czizek (1913) hatte nach seiner Beschreibung *T. czizeki* de J. in Händen, ohne sie jedoch als neue Art zu erkennen.

de Jongs Ergebnisse konnte ich restlos bestätigen: Auch in Deutschland kommen alle drei unterschiedenen Wiesenschnakenarten vor. *T. paludosa* fliegt sehr zahlreich von Ende Juli bis Anfang September. Wegen ihrer biologischen Eigentümlichkeiten ist diese Art für Grünland und Acker als der Hauptschädling unter den Schnaken zu bezeichnen.

Das Vorkommen von *T. czizeki* ist bisher erst einmal von M. Schmidt mitgeteilt worden für Nedlitz bei Potsdam, Spremberg (Nl.) und Wittenberg a. E. in der zweiten Hälfte des Oktober 1930. Weitere Fundorte waren in Deutschland nicht bekannt geworden. Bei meinen Zuchtversuchen und Freilandbeobachtungen stellte sich heraus, daß *T. czizeki* kaum minder verheerend auftritt als *T. paludosa*. Stellenweise (z. B. in Burg [Sprw.] 1935) fand ich auf Wiesen die Larven dieser Art noch um 16% stärker vertreten als die von *T. paludosa*. Das ist bemerkenswert, da de Jong für Holland *T. czizeki* als »nicht sehr zahlreich« angibt. Nur dadurch steht *T. czizeki*, für die ich die deutsche Bezeichnung »Herbstschnake« empfehle, der *T. paludosa* (»Sumpfschnake«) an Schadwirkung nach, daß ihre Larven erst im Frühjahr aus den Eiern schlüpfen, während die Sumpfschnakenjunglarven bereits im Herbst zu fressen beginnen und dann schon z. B. keimendes Getreide auf Dreeschland schädigen können. Dafür frißt die Altlarve von *T. czizeki* allerdings länger, nämlich bis in den September hinein, ehe sie sich verpuppt.

Die dritte Art, *T. oleracea*, fand de Jong 1921 nicht häufig, 1922 gar nicht im Freiland, im folgenden Jahr dagegen wieder zahlreich — dank dem feuchten Herbst 1922 —, so daß sie schädlich auftrat. Er konnte beide Generationen züchten. (Flugzeit Mai und September.) Ich fand trotz Suchens weder im Frühjahr noch im Spätsommer auch nur ein einziges Exemplar dieser Art. Daß sie jedoch in der Mark Brandenburg vorkommt, ist sicher. Durchgezüchtetes *T. oleracea*-Material stellte mir Dr. M. Schmidt, Potsdam, zur Verfügung. Die Larven waren 1928/29 in einem Gewächshaus des Rittergutes Schenkendöbern (Kr. Guben) an Kohlrabi gefunden worden. Die Mücken schlüpften im Frühjahr 1929. Es ist also wahrscheinlich, daß die Kohlschnake im Frühjahr auch im Freien fliegt. Fraglich ist allerdings, ob sie unter den hier herrschenden Klimabedingungen auch eine Spätsommergene-

ration hat. Auf alle Fälle gilt, daß *T. oleracea* als regelmäßig schädliche Art nicht in Betracht kommt, im Gegensatz zu den beiden anderen Wiesenschnakensorten.

Die Herbstschnake dagegen scheint bisher in Holland kein ernstlicher Schädling zu sein (DE JONG), während hier ihre Larven, mit denen von *T. paludosa* vergesellschaftet, Kalamitäten hervorrufen können. Die Larven beider Arten kommen zu gleicher Zeit in demselben Boden vor.

Ich fand sie gemeinsam z. B. auf Wiesen in Burg (Sprw.) und Buch b. Berlin. Ferner enthielten zwei von den zuständigen Hauptstellen für Pflanzenschutz mir zugewiesene Sendungen lebender »Wiesenwürmer« aus Lipkeschbruch (Kr. Landsberg, Warthe) und aus dem Kreise Oldenburg beiderlei Larven, wie sich durch Züchtung ergab. Drei andere erhielten nur solche von *T. paludosa* MEIG., eine weitere nur von *T. lateralis* MEIG., eine von *T. vernalis* MEIG., eine von *T. nigra* L. und eine von *Pachyrhina lunulicornis* SCHUM. Dagegen erhielt und fand ich keine Larve von *T. oleracea* L. — Mir ist auch kein Beispiel dafür bekannt geworden, daß *T. czizeki* DE J. allein — ohne die Gesellschaft von *T. paludosa* — als Schädling aufgetreten wäre.

2. Allgemeines Verhalten der Mücken.

Die Mücken sind zur Flugzeit überall auf Wiesen, an Wegrainen und Grabenhängen, auf Waldlichtungen und Ackerland häufig. Während viele andere Tipuliden an einen begrenzteren Biotop gebunden sind, z. B. *T. lateralis* oder *T. maxima* an Gräben oder Moorlöcher, *T. selene* an moderndes Holz, bietet jeder humusreiche feuchte Boden den Wiesenschnaken Raum und Nahrung zur Entwicklung. Daher überragen sie alle anderen Arten ihrer Gattung an Individuenzahl, und unter günstigen Bedingungen treten sie in Massen auf.

Die Tipuliden sind primitive Dipteren, was sich sowohl in ihrer Instinkt- und Reflexarmut als auch in ihrer Organisation kundtut. Als unbeholfene Flieger fallen sie unter den Zweiflüglern auf. Im Freien fliegen die Wiesenschnaken bei Windstille nicht über weite Strecken, sondern lassen sich nach kurzem Aufflug ins Gras nieder, bevölkern aber auch Pflanzen, Sträucher oder Gebüsche am Wiesenrand. Sie hängen dann manchmal nur mit den Krallen eines Vorderbeines oder beider, oder auch noch eines oder beider Mittelbeine an einem Grasstengel. Die Flügel bleiben dabei gespreizt.

Die Mücken schlüpfen nur nachts aus der Puppe. Der Besitzer einer mehrfach von Wiesenschnakenlarven befallenen Wiese in Burg (Sprw.) fand bei Beginn seiner Arbeit in der Morgenfrühe eines Augusttages die Wiese schwarz besetzt von Mücken, die am Vortage noch

nicht so zahlreich dagewesen waren. Man kann aber als Ursache für diese Eigentümlichkeit weder die Nachtkühle noch die Taufeuchtigkeit der Luft oder des Bodens ansehen, vielmehr ist die Gewohnheit fixiert und nicht durch Einwirkung von Außenfaktoren beeinflußbar. Auch im Zimmer schlüpfte bei Tag und Nacht konstanter Bodentemperatur trotz künstlicher Verdunkelung und gleichmäßiger Feuchtigkeit von 54 aus der Puppe gezüchteten Exemplaren von *T. paludosa* und 90 von *T. czizeki* auch nicht eines in der Zeit von 7—17 Uhr am Tage. Dagegen fand ich, daß z. B. *T. lateralis* auch zur Mittagszeit schlüpfte. (Flugzeit Mai bis Anfang Juni.) Tageszeitliche Konstanz des Schlüpftermins ist für eine Anzahl anderer Insekten, meist Lepidopteren, von verschiedenen Autoren festgestellt worden.

Abb 1. Schlüpfende *Tipula*.
(Nach Hyslop aus Bodenheimer.)

Die Puppe bohrt sich unmittelbar vor dem Schlüpfen der Imago an die Erdoberfläche, und ihr Kopf ragt dann gewöhnlich um $^1/_2$—1 cm empor. Manchmal bohrt sie sich auch ganz heraus und liegt frei obenauf. Die Puppenhülle springt dann dorsal vom Scheitel bis an das 1. Abdominalsegment mit gerader Naht entzwei. Darunter schiebt der Thorax der Imago sich hervor, der Kopf wird frei und hebt sich aus seiner ventralen Neigung in die Längsachse der Mücke. Nach 4 Minuten sind die Flügel aus ihren Scheiden gezogen. Sie bleiben bis ans Ende des Schlüpfvorgangs, wie auch die Halteren, dem Leib angelegt, und wenn das Tier nicht gestört wird, spreizt es sie erst einige Stunden nach dem Schlüpfen. Die Flügelflächen glätten sich sogleich beim Herausziehen aus den Bildungstaschen, deren elastische Ränder alle Falten ausbügeln. Das Abdomen ist bei der schlüpfenden Imago um 1,5 cm länger als die Flügel und prall aufgebläht, so daß Nervensystem, Malpighische Gefäße und Herzschlauch sichtbar sind. Man kann den Herzschlag zählen (58–60 Systolen/min). Die Beine stecken noch in ihren Scheiden, wenn die Flügelspitzen schon frei sind. Erst mit den letzten Segmenten des Abdomens zusammen ziehen sich die Tarsenspitzen heraus. Die Beine helfen nicht beim ungestörten Schlüpfakt der Imago mit. Von Hyslops Abbildungen stellt nur die mitgeteilte (Abb. 1) den Schlüpfakt richtig dar.

Ruckweise kleine Zuckungen der Coxalmuskulatur ziehen die Beine Stückchen für Stückchen heraus. Während dieses Vorgangs werden die schon befreiten, aber noch dem Körper anliegenden Femora und Tibien wahrscheinlich durch Bluteinfluß gedehnt, so daß sie sich zusehends strecken und schon bei der Beendigung des Schlüpfens ihre volle Länge besitzen. Ein Hinterbein eines *T. paludosa*-Männchens übertrifft die Länge seines pupalen Futterals um das Vierfache. Auch das Abdomen gleitet mit kleinen seitlich ruckenden Bewegungen langsam aus der Puppenhülle, unterstützt von einer Exuvialflüssigkeit. Das Schlüpfen dauert etwa 14 Minuten bei 22° C. $^1/_2$ Minute später entleert die junge Imago schnell hintereinander mehrere große Tropfen klarer Flüssigkeit, das Meconium. Es enthält häufig mineralische Abfälle des pupalen Stoffwechsels in Gestalt pyramidenstumpfförmiger Kristalle, die sich in verdünnter Essigsäure ohne Gasentwicklung lösen. Stets wird ein Teil des Meconiums schon in die Puppenexuvie hinein abgeschieden. Es färbt sich intensiv braun mit Nesslers Reagenz, enthält also freies Ammoniak gelöst. Mittels starker Alkalilauge kann man NH_3 heraustreiben und es dann auch riechen. Das Abdomen verkürzt sich bald nach dem Schlüpfen, indem sich die anfangs gedehnten Intersegmentalhäute einfalten. Es nimmt bei *T. czizeki* und den Männchen von *T. paludosa* etwa die Länge der Flügel an; nur bei den Weibchen von *T. paludosa* bleibt es um 0,5 cm länger als die Flügel (siehe S. 469).

Die junge Imago hat ein weißlich-glasiges Aussehen. Nach 5 Stunden ist sie jedoch nahezu, nach 7 Stunden (23° C) vollkommen ausgefärbt.

Im Freien fliegen die nachts geschlüpften Mücken auf, sobald die Taukühle nachläßt, oft erst spät am Tage. Die Männchen sind dann ununterbrochen auf der Suche nach begattungsfähigen Weibchen. Haben sie eines gefunden, so wird eine Kette reflektorischer Bewegungen ausgelöst, die zur Kopula führen. Im Zustand sexueller Erregung verblaßt sogar – wie vielfach bei Insekten — der Fluchtreflex, ebenso wie der Eiablagereflex befruchteter Weibchen alle anderen Instinkte übertönt. Die Mücken sind arm an individuellen Reflexen, und von sozialen Erscheinungen der verwandten Nematoceren, z. B. Schwarmbildung, ist in der Familie der Tipulinen gar nichts wahrzunehmen. Ein Putzreflex fehlt, im Einklang damit, daß die Mücken nichts fressen, mit klebrigen Stoffen also nie in Berührung kommen. Man kann zwar bei *T. paludosa* beobachten, daß Tiere, die mit den Krallen eines Vordertarsus an einem Grashalm hängen, oft alle fünf freien Beine eilfertig zugleich aneinanderreiben, oder daß sie die Antennen aneinander-

scheuern, bei *T. czizeki* sogar, daß Tarsen und Tibien der Mittelbeine über die Flügeloberfläche hinwegstreichen. Aber diese Bewegungen sind ohne große Bedeutung. Einigen Exemplaren von *T. lateralis*, die aus einer Zuckerlösung getrunken hatten, waren die Antennen davon zusammengeklebt. Mit Mehl bestäubte Männchen von *T. paludosa* machen keinen Versuch, sich zu reinigen, und noch stundenlang nachher bedecken die Mehlkrümel Tarsen, Antennen, Augen, Halteren, Körper und Hypopyg des Tieres, das in diesem Zustand ungestört die Kopulation vollzieht. Männchen mit lackierten Augen versuchen nicht, den Lack zu entfernen, wie das z. B. Fliegen oder Bienen tun (Forel). Szimanskis Angabe, daß die *Tipula*-Imagines beim Erwachen aus der Äthernarkose zuerst die Augen putzen, kann ich nicht bestätigen.

In zwei Fällen konnte ich Akinese feststellen, jedoch scheint es sich dabei weder um Thanatose noch um typische Mechanohypnose zu handeln. Ein Männchen von *T. paludosa* war in einer flachen Glasschale auf den Rücken zu liegen gekommen, derart, daß das Hypopyg und die Flügelspitzen aufstützten. Nach Aufheben des Deckels blieb das Tier in dieser Stellung liegen. Die Haltung der Beine ließ sich experimentell verändern, jedoch federten die Extremitäten immer ein Stück gegen die ursprüngliche Lage zurück. Nach 5 Minuten wurde die Spitze eines Hinterbeintarsus berührt. Sofort drehte sich die Mücke mit kurzem Flügelschlag herum, flog davon, wurde eingefangen und versuchte gleich darauf die Kopula mit einem Weibchen im Käfig. Meines Wissens ist dieses der einzige bisher bekannte Fall von Akinese bei Dipteren. Mit der Mechanohypnose (v. Lengerken) hat sie die Unterbrechbarkeit durch Reize gemeinsam. Jedoch halte ich es für ausgeschlossen, durch manuelle Aufstellung einen solchen Starrezustand beliebig zu reproduzieren. Ein anderes, frisch geschlüpftes Männchen derselben Art blieb ebenfalls nach Aufheben des Gefäßdeckels längere Zeit mit abnormer Beinhaltung sitzen, kam dann aber von selbst in Bewegung.

Die Wiesenschnaken sind im Freien von der Witterung stark abhängig, vor allem die Weibchen. Bei warmem Wetter findet man eine Wiese zur Flugzeit reichlich belebt; nach Temperaturstürzen fliegen viel weniger Tiere, und fast nur die Männchen. Noch bei 14° C vollzog ein Männchen von *T. paludosa* mit einem frisch gefangenen Weibchen im Transportkäfig sofort die Kopula. An warmen Abenden sind die Mücken bis spät in die Dunkelheit aktiv und fliegen auf Licht zu. Trübes Wetter bei hinreichend hoher Temperatur beeinträchtigt die Tiere nicht. Am meisten werden die Schnaken von Luftströmungen

betroffen. Schon mittlerer Wind führt Mücken, die man aus der Hand losläßt, willenlos dahin. Die am Boden sitzenden Tiere klammern sich dann an Grasstengel an. Der Wind verdreht ihnen die Flügel und schlägt sie nach vorn um. Nur im Windschatten von Gräben und Gebüschen oder am Waldrand fliegen sie ungestört. Bei Massenauftreten werden oft ganze Schwärme verweht. Während der Nachtkühle sitzen die Mücken unbeweglich. Man kann sie des Morgens taubedeckt im Gras finden. Anfang Mai 1935 fand ich nach einem plötzlichen Nachtfrost Pärchen von *T. lateralis* in Kopula erstarrt. Sie erholten sich rasch bei Zimmertemperatur. Als Nahrung könnten für die Mücken entsprechend dem Bau ihrer Mundwerkzeuge nur flüssige bzw. von ihnen verflüssigte Stoffe in Frage kommen. Jedoch sah ich weder im Freien noch im Käfigversuch jemals die Tiere in einer trophischen Beziehung zu Blumen oder anderen pflanzlichen Organen. Die Flora der beflogenen Wiese wäre für Mundteile, die auf Säfte eingestellt sind, auch denkbar unergiebig gewesen. Sie bestand vornehmlich aus *Hieracium*, Scabiose, Gräserrispen und vereinzelt Parnassia. Die Mücken fressen nichts, vielmehr zehren sie während ihres kurzen Lebens von den Vorräten des larvalen Fettes. Sie nehmen dazu nur reichlich Wasser auf, was leicht zu beobachten und allen Untersuchern bekannt ist. Besprengt man einen Gazekäfig, so saugen die Mücken die feinen Wasserhäutchen aus den Maschen.

Bei 21° C lebten von der Copulation ferngehaltene Männchen von *T. paludosa* 4,5—5,5 Tage im Käfig bei reichlicher Versorgung mit Wasser. Hatten sie jedoch Rohrzuckerlösung zur Verfügung, so hielten sie sich unter sonst gleichen Bedingungen 7—12 Tage. Scheinbar können sie also Kohlehydrate im Betriebsstoffwechsel verwenden. Im Freien stehen den Mücken jedoch solche Stoffe nicht zur Verfügung, und die Lebenszeit dürfte dort im Höchstfall auf 5 Tage kommen, bei *T. czizeki* auf etwas mehr. DE JONGS Schätzung auf 14 Tage kann ich nicht bestätigen.

Die Wiesenschnaken defäzieren außer dem hellen, klaren Meconium einen tropfbar flüssigen Kot von trüb gelblichem Aussehen, z. B. dann, wenn man sie ergreift. Außer körnigen, schwarzen Abbauprodukten sind weder im Kot noch im Darminhalt geformte Bestandteile nachzuweisen. Den Bau des imaginalen Darms hat bereits DUFOUR (1851) in situ studiert, und die Histologie hat BODENHEIMER bearbeitet. Trotzdem der Mücke ein Baustoffwechsel fehlt, besitzt sie einen morphologisch vollständigen Ernährungstrakt, dessen Epithel weitgehend differenziert ist. Auffällig ist ein »Vorratsmagen«, ein schlauchförmiger

Vorderdarmanhang ohne Muskulatur in seiner Wand, der vom Oesophagusstiel bis in das Abdomen der Mücke hineinreicht.

Die Schnaken besitzen eine gasförmige Stoffwechselabsonderung, die bisher unerwähnt ist, die man aber leicht feststellen kann, wenn man Sumpfschnaken- oder Herbstschnakenimagines in einer Petrischale einsperrt. Die Luft im Gefäße nimmt einen stickig-scharfen Geruch an, und hineingehängtes rotes Lackmuspapier wird intensiv gebläut. Bei Männchen ist diese Absonderung viel deutlicher als bei Weibchen, und bei *T. paludosa* stärker als bei *T. czizeki*. Es handelt sich nicht um Zersetzungsprodukte der flüssigen Faeces, denn der Geruch tritt auch auf, wenn die Mücken gar nicht Kot entleert haben. Eine wässerige Lösung des Gases bräunt Nesslers Reagenz und bläut Lackmus. Die Abscheidung enthält also reichlich Ammoniak. Hält man eine Mücke im geschlossenen Gefäß, so kann man NH_3 mittels HCl bekannter Konzentration absorbieren, die Lösung mit MgO destillieren und das Destillat titrieren. Es ergibt sich bei einem Männchen von *T. czizeki* größenordnungsmäßig 0,5 mg NH_3-Ausscheidung während des 9tägigen Lebens bei 16 –19° C. Bei den Wiesenschnaken wird also NH_3 als Endprodukt des Stickstoff-Stoffwechsels nicht durch CO_2 neutralisiert, sondern entweicht frei in die Kuft. Bei Fütterung mit Rohrzuckerlösung verlängert sich die Lebenszeit der Mücke. Der Eiweißabbau wird dann vermutlich herabgesetzt.

An den Wiesenschnaken konnte ich keine äußeren Alterserscheinungen beobachten. Absterbende Tiere machen dieselben Flugbewegungen wie solche, denen die Halteren exstirpiert sind. Die Mücke fällt dann auf den Rücken und verendet unter zuckenden Bewegungen der Tarsen und der Lippentaster. Größere *Tipula*-Arten, wie *T. maxima* oder besonders große Exemplare von *T. lateralis* haben im abgeflogenen Zustand häufig zerschlissene Flügelspitzen.

Junge, unbefruchtete Weibchen haben ein vom Eivorrat und von den geblähten Tracheenblasen dickes, schweres Abdomen. Sie können gar nicht oder nur unbeholfen dicht über dem Boden dahinfliegen. Gewöhnlich kriechen sie im Grase umher und werden schnell eine Beute der kopulationslustigen Männchen. Bald nach der Kopulation tritt der Eiablagereflex auf. Die Weibchen versuchen dabei, ihre Legeröhre mit zuckenden Bohrbewegungen senkrecht in den Rasen zu stoßen. Von dieser Tätigkeit hat Réaumur (1740) bereits eine Abbildung geliefert (in Bodenheimer 1923), die de Jong mit Recht berichtigungsbedürftig findet, da bei der Eiablage alle sechs Tarsen auf dem Boden bleiben und die Vorderbeine nicht in die Luft erhoben werden. Befruchtete

Weibchen versuchen bei Mangel geeigneter Ablageplätze auch z. B. eine Löschpapierunterlage zu durchstoßen, was jedoch nicht gelingt. In solchen Fällen erlischt der Ablagereflex vorübergehend unter dem Einfluß einer zentralen Hemmung. Absterbende Weibchen legen dann oft kurz vor dem Tode noch ihre Eier ab, und zwar schießen sie sie einfach weg, wobei die Teile ihres Legeapparates als Katapult zusammenwirken. Das Abschießen der Eier kommt bei gesunden Weibchen im Freien nicht vor. In fast allen Fällen jedoch erzielt man es bei befruchteten und auch unbefruchteten Tieren durch einfache »Enthemmung«, indem man das Weibchen köpft, bei *T. vernalis* häufig schon, indem man einem jungen Weibchen in Rückenlage Flügel und Extremitäten fesselt. Spontan legen unbefruchtete Mücken ihre Eier nicht ab. Eine Ausnahme machte nur ein Sumpfschnakenweibchen, das nach dem Schlüpfen längere Zeit sehr beengt in einem Gefäß sitzen mußte und bei seinen Befreiungsversuchen mit der Abdomenspitze in die Erde stieß. Ich fand nachher etwa die Hälfte der Eier (unbefruchtet) gelegt. Dieses Beispiel deutet darauf, daß der Ablagereflex zu einem Teil auf thigmotaktische Reaktion zurückzuführen ist, die normalerweise erst im Anschluß an die Kopula hervortritt, hier umgekehrt durch zufälligen allseitigen Berührungsreiz am Abdomen den Legereflex bedingt hatte.

Es gelang mir nicht, Wiesenschnakenweibchen zur Ablage der Eier in angefeuchtetes Sägemehl zu veranlassen. Im Freien suchen die Tiere feuchten Rasen oder Erde auf. An einem trübschwülen Augustnachmittag fand ich in der Gemarkung Buch bei Berlin bei 2stündigem Suchen zehn Weibchen in emsiger Tätigkeit. Teils legten sie die Eier in den ziemlich harten Boden eines kurzrasigen Wiesensteiges, teils auf ein gemähtes Stück zwischen Graswurzeln, auch auf grasfreie erdige Stellen, teils fand ich sie dabei auf einer noch ungemähten Wiese mit hohem Gras. In diesem Fall war ihr Verhalten besonders merkwürdig. Das Weibchen kroch eilig zwischen den hohen Halmen dahin, fand eine Stelle, an der es das Abdomen hinabsenken konnte und drängte sich nun, ruckweise rückwärts bohrend, zwischen die Grasbüschel, hielt dann plötzlich still, und leise Zuckungen der Beine verrieten den Ablageakt. Die Flügel, die am Durchdringen des Rasens hinderten, richtete die Mücke steil am Leib empor, so daß sie fast parallel in die Höhe standen. Im hohen Gras erreicht das Weibchen manchmal gar nicht den Erdboden. Dann fallen die kleinen Eier zwischen die Grashalme und bleiben dicht über dem Grunde liegen.

Sobald einige Eier abgelegt sind, kriecht das Weibchen hastig weiter. Allmählich wird das Abdomen schmächtiger, und die Tiere

schwirren dann auch über eine kurze Strecke und senken von neuem ihre Legeröhre in den Boden. Sie sind bei dieser Arbeit unermüdlich. Der ganze Eivorrat wird bis auf einige unentwickelte Residualeier in einem Zuge abgelegt. Fängt man eierlegende Mücken, so fahren sie häufig in der Ablage noch eine Weile fort, indem sie die Eier wegschleudern, unterbrechen dann aber ihre Tätigkeit so lange, bis sie wieder einen brauchbaren Boden finden. Im Freien sah ich ein Weibchen von *Pachyrhina lunulicornis* am 28. V. 1935 noch um 20 Uhr bei der Eiablage, gerade nach Sonnenuntergang. Weibchen beider Wiesenschnakenarten legten im Käfig auch nachts ihre Eier ab.

Weibliche Mücken, die man im Freien umherfliegend sieht, sind sämtlich ihres Eivorrats ledig. Sie halten sich gern an Raingebüschen auf. Sie werden auch von den Männchen nicht mehr behelligt. Ihr Abdomen ist schlank, und häufig überragen dann die Tergite dachförmig die Sternite. Nach einigen Tagen gehen sie ein.

Die Schnaken haben wenig Feinde. Für die im Frühjahr fliegenden Tipuliden kommen hin und wieder Singvögel in Betracht, für die Wiesenschnaken wohl nur Spinnen. In der Gemarkung Buch bei Berlin sah ich öfter, daß Imagines der Sumpfschnake in das Netz einer großen Radspinne (*Epeira*) gerieten. Die Spinne umwickelte Körper und Beine des Opfers mit einem Gespinstgürtel, löste dann die gefesselte Mücke aus dem Netz heraus, in dem ein großes Loch blieb, trug ihre Beute weg und biß sie am Thorax an. Für im Gras sitzende oder Eier ablegende Mücken sind vielleicht auch Springspinnen eine Gefahr. So sah ich z. B. bei Lübben (Sprw.) auf einem Wiesenumbruch, wie sogar Asiliden, die sich einen Augenblick niedergelassen hatten, solchen jagenden Spinnen zum Opfer fielen.

3. Halterenbiologie.

Den zu kolbenförmigen Schwingern (Halteren) umgewandelten Hinterflügeln der Dipteren sind von den verschiedensten Untersuchern alle nur denkbaren Funktionen zugeschrieben worden. Bald sollten sie der Respirationserleichterung dienen, bald Organe zur Erhaltung des Gleichgewichts sein, bald die Amplitude des Flügelschlags regeln, bald die Steuerung des Insekts beim Flug bewirken.

Hicks (1856—1857) vermutete zuerst in ihnen Sinnesorgane. Man hielt sie dann zeitweise für Höreinrichtungen, zeitweise für Chemorezeptoren. Alle diejenigen Arbeitshypothesen, die der kinetischen Energie des bewegten Schwingers Bedeutung beimessen, müssen die Kleinheit der Gebilde als Schwierigkeit in Kauf nehmen. Für die Theorien dagegen, die das Halter als Gleichgewichtsorgan auffassen, bleibt gerade die hohe Schlagfrequenz der Kölbchen unver-

ständlich. Die 200 Jahre hin- und hergehende Diskussion, die sich u. a. an die Namen Derham (1711—1712), Schelver (1802), Latreille (1821—1822), Hicks (1856), Loew (1858), Leydig (1860), Graber (1882), Weinland (1891) und Pflugstedt (1912) knüpft, wurde durch die Arbeiten v. Buddenbrocks (1916 und 1919) erledigt. Die Halteren der Fliegen sind weder Gleichgewichtsorgane noch Steuerorgane, »sie sind vielmehr Organe zur Erzeugung potentieller Nervenenergie, die den Flügeln zufließt und ihnen eine frequente und weit-

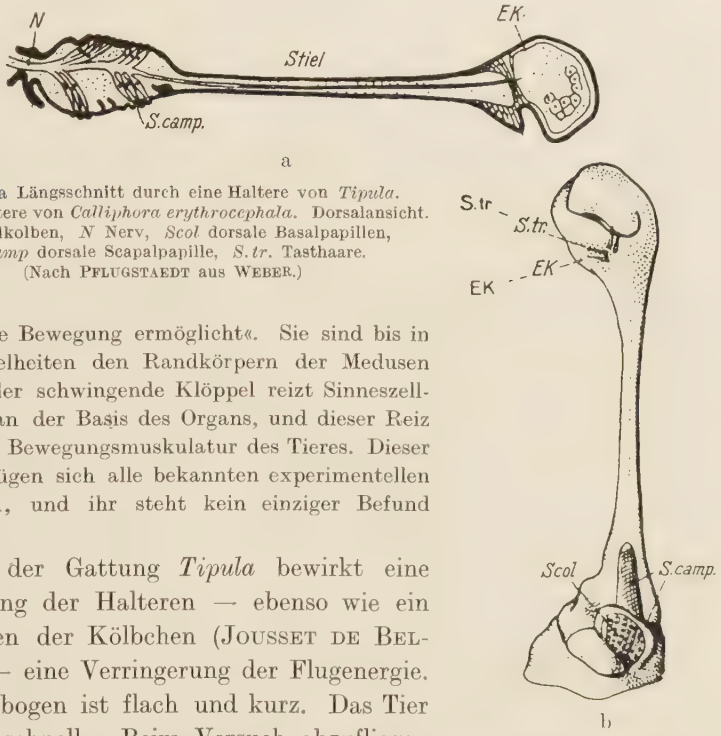

Abb. 2. a Längsschnitt durch eine Haltere von *Tipula*. b Linke Haltere von *Calliphora erythrocephala*. Dorsalansicht. *EK* Endkolben, *N* Nerv, *Scol* dorsale Basalpapillen, *S. camp* dorsale Scapalpapille, *S. tr.* Tasthaare. (Nach Pflugstaedt aus Weber.)

ausholende Bewegung ermöglicht«. Sie sind bis in alle Einzelheiten den Randkörpern der Medusen analog: der schwingende Klöppel reizt Sinneszellgruppen an der Basis des Organs, und dieser Reiz erregt die Bewegungsmuskulatur des Tieres. Dieser Theorie fügen sich alle bekannten experimentellen Tatsachen, und ihr steht kein einziger Befund entgegen.

Bei der Gattung *Tipula* bewirkt eine Entfernung der Halteren — ebenso wie ein Festkleben der Kölbchen (Jousset de Bellesme) — eine Verringerung der Flugenergie. Der Flugbogen ist flach und kurz. Das Tier ermüdet schnell. Beim Versuch abzufliegen überschlägt es sich oft nach vorn. Dazu verliert die halterenlose Mücke völlig die Herrschaft über ihre Extremitäten. Auch Tiere mit gefesselten Schwingern kommen beim Kriechen in bedauernerweckender Weise mit ihren langen Beinen durcheinander. Diese legen sich unter den Körper, und die hilflosen Gehbewegungen machen den Eindruck, als geschehen sie mit größter Anstrengung. Es ist auch bekannt (Rennie 1917), daß bei einem Männchen gleich nach Vollzug der Kopula, wenn die Muskulatur der Begattungsorgane in Tätigkeit tritt, im Rhythmus der Muskelpresse auch die Halteren schwingen. — Nicht nur für den Flug der *Tipula* also treten die Organe in Tätigkeit, sondern auch für jederlei aktive Muskelleistung in der Ruhelage, und eine besondere

Abflugbereitschaft der Mücken tut sich ebenfalls an schwingenden Halteren kund. Die stillstehenden Schwingkolben erzeugen den Tonus für die Körperhaltung des ruhenden Tieres.

Die mannigfachen Rezeptoren für die bei der Halterenbewegung gesetzten Reize hat Pflugstedt (1912) histologisch untersucht. Er teilt die Sinnesorgane der Halteren ein in Sinnesborsten, zwei chordotonale Organe und »Papillen«, d. h. Sinnesorgane, die in papillenförmigen Kutikularbildungen endigen.

Aus vielen solchen Papillen sind am Schwinger eine sogenannte Basalplatte (dorsal) und je eine dem Stiel näherliegende Scapalplatte dorsal und ventral zusammengesetzt (Abb. 2). Daneben finden sich noch vereinzelte große, sogenannte »Hickssche Papillen«. Das kleine und das große Chordotonalorgan liegen im Inneren der Halterenbasis.

Die folgenden Erörterungen betreffen Ausschaltungsversuche an den Papillenorganen. Dazu wurde die größte einheimische Schnakenart gewählt: *T. maxima* Poda.

Bei dieser erreichen die Halteren eine Länge von 3,5 mm, das Köpfchen hat einen Durchmesser von 0,52 mm, die Basis ist 0,35 mm breit. Dagegen wird z. B. der Schwingkolben von *T. paludosa*, der größten Wiesenschnake, nur 2,6 mm lang mit 0,46 mm dickem Kopf und 0,27 mm breiter Basis in der Gegend der Basalpapillen. *T. maxima* ist also ein weit bequemeres Versuchsobjekt. Die großen Exemplare der Riesenschnake (Flugzeit Anfang Juni bis Anfang Juli) wurden zur Operation mittels festgesteckter Papierstreifen über Abdomen, Flügel und Beine an eine Torfplatte gefesselt. Zur Zerstörung der Sinneskuppelplatten bediente ich mich eines akkumulatorgeheizten Platindrahtes von 0,1 mm Durchmesser, der zu einer Spitze zurechtgekniffen wurde. Nach mehrfachen Versuchen mit glühender Drahtschlinge heizte ich so, daß sie zwar merklich heiß war, die zarten Chitinstrukturen des Halters äußerlich sichtbar jedoch nicht verändert wurden. Es trat auch kein Brandgeruch auf. Es gelang mir nicht, die Platinschlinge mit der Hand sicher genug zu führen. Deshalb wurden die Versuche mit dem Mikromanipulator gemacht, wobei unter 50facher Binokularvergrößerung beobachtet wurde. Da bei *T. maxima* die Basalpapillen etwa $96 \times 93\,\mu$, die dorsale Scapalplatte sogar $125 \times 277\,\mu$ messen, kann man diese Organe mit der verwendeten Drahtspitze sehr exakt anheizen, da der Mikromanipulator auch die kleinste Bewegung mit ihr gestattet.

Einem Männchen von *T. maxima* werden die dorsalen Papillen auf diese Weise eingetrocknet. Das Tier wird entfesselt. — Es verhält sich so, als seien ihm die Halteren ausgerissen. Es kann nicht gehen, und wenn es das auf Reiz versucht, schlagen sich seine Beine in den Gelenken unter den Leib, und es bleibt auf der Seite liegen. Die Mücke fliegt auch kurz auf, wenn man sie reizt, aber sie überschlägt sich fortgesetzt. Wirft man sie in die Luft, so fällt sie herunter, ohne die Flügel zu bewegen. Gleich darauf wird sie an einen Wassertropfen gesetzt, von dem sie begierig leckt. Sie bleibt in äußerst unglücklicher Stellung dort sitzen. Die Halterenschwingung hat an Frequenz und Amplitude

bedeutend eingebüßt. Die Kölbchen schwirren nur für Augenblicke und sehr schwach, obwohl ihr Gelenkmechanismus völlig unbeschädigt ist. $^1/_2$ Stunde nach der Behandlung bewegen sie sich auf Reiz hin ziemlich lebhaft, ohne daß jedoch das Tier ein Glied rührt. Nach 8 Stunden (T = 20° C) ist die Mücke tot.

Anders wirkt sich die Zerstörung der distal von diesem Basalorgan gelegenen Scapalplatten aus: Einem Männchen wird das dorsale Scapalorgan angeheizt. Das Tier bewegt die Halteren, kriecht auch normal. Der Leib wird dabei etwas gesenkt getragen. Die Mücke kann aber nicht mehr normal fliegen. Wirft man sie in die Luft, so fällt sie, wobei sie treppenartig wagerecht dahinschwirrt. Nach sechs oder sieben derartigen Versuchen stürzt sie steil ab. Nach kurzer Erholungspause kriecht sie munter umher. Stört man das Tier auf, so fliegt es flach über dem Tisch hin. Ähnlich verhält sich ein Weibchen mit ausgeschalteten ventralen Scapalpapillen. Es schwirrt über dem Boden hin, an Hindernisse stößt es an und stürzt ab. Einmal schwingt es sich in aufsteigender Bahn aus Kniehöhe auf den Tisch. Auch beim Kriechen zeigt es sich beeinträchtigt, jedoch nicht so schwer wie das Tier mit verletztem Basalorgan. — In beiden Fällen der Zerstörung scapaler Sinnesfelder schwingen die Halteren nach der Operation. Die Tiere leben noch mehrere Tage, jedoch apathisch.

Einem weiteren Männchen von *T. maxima* wird mittels des heißen Platindrahtes die Basis des Halterenköpfchens berührt, an der nach Pflugstedt auch noch Sinnesorgane sitzen. Auch dieses Tier kann normal die Beine setzen. Die Halteren schwingen lebhaft, es fliegt auch auf, aber es kann dann nicht weiter aufsteigen. Auch überschlägt es sich verschiedentlich. Dieselbe Störung erzielt man, wenn man den Stiel des Halters distal von den scapalen Platten, aber noch proximal vom Köpfchen anheizt, d. h. wenn man den Halterennerv, der bis ins Köpfchen führt, unterbricht. Hierbei zeigt sich, daß der Effekt sich bei konstanter Drahttemperatur mit der Einwirkungszeit steigert. und daß bei fester Heizzeit ($^1/_2$ Sekunde Stromschluß) höhere Temperaturen größere Wirkungen hinterlassen.

Bei einem Weibchen wird dann das Köpfchen des Halters noch am hinteren Rand jederseits zweimal $^1/_2$ Sekunde mit dem heißen Draht berührt. Dieses Tier fliegt völlig normal auf, steigt fast senkrecht in die Höhe und setzt sich unter die Decke des etwa 5 m hohen Zimmers. Dieser Versuch wird (mit einem Männchen) wiederholt, und zwar mit höherer Heiztemperatur, so daß das eine Köpfchen sich sogar kurz aufbläht, offenbar weil seine Blutfüllung ins Kochen gerät. Der Erfolg

ist derselbe. Dieses Männchen kopuliert sogar bald darauf mit dem ebenso behandelten Weibchen. — Das Köpfchen dient also nur als Schwungkörper. Die Zerstörung seines Füllgewebes bleibt ohne Folgen. Nur dann werden also die Bewegungen der Mücke in Mitleidenschaft gezogen, wenn nervöse Apparate des Halters ausgeschaltet werden. Der Einfluß der Zerstörung von Papillensinnesorganen wird desto stärker, je näher die Organe der Basis des Halters stehen. Die Ausschaltung der basalen Papillenplatte an der Oberseite des Halters vollends genügt, den Erregungsspiegel des Nervensystems so zu senken, als fehle das Halter ganz. Sind die distalen Organe außer Funktion, so sind die Gehbewegungen nur wenig in Mitleidenschaft gezogen, der Flug dagegen ist stets beeinträchtigt. Von den operierten Halteren wurden mazerierte Präparate hergestellt. Ein Vergleich mit unbehandelten Schwingern ergab, daß von den Chitinstrukturen der Papillen durch den heißen Draht nichts zerstört war. Offenbar handelte es sich bei dem Eingriff nur um ein Verdorren der peripheren rezeptorischen Elemente.

Die Halteren schwingen in einer festen Ebene, die mit dem Abdomen einen Winkel von etwa 80° bildet. Beim normalen Tier bewegen sich Flügel und Halteren synchron (v. Buddenbrock). Die Halteren behalten ihren Rhythmus bei, wenn man den Flügelschlag durch Belasten verzögert oder durch Stutzen der Flügelspitzen beschleunigt. Auch wenn die Gleichzeitigkeit zwischen Vorderflügeln und Schwingkolben verloren geht, können die Mücken fliegen. Die Wirkung der Halteren ist also nicht reflektorisch. Ich konnte die gleichmäßige Schlagfrequenz beider Organe auch leicht aufheben, indem ich die Halteren mittels aufgeklebter Korkstückchen belastete. Je schwerer diese waren, desto langsamer schwirrten die Halteren, und desto mehr war die Bewegung des Tieres beeinträchtigt. Es ließen sich auf diese Weise vom normalen Flug über leichte Störungen bis zu den typischen unbeherrschten Purzelbäumen und flachen Fluglinien alle Übergänge herstellen. Die bei verminderter Schlagfrequenz der Halteren auftretende Stimulation reicht für eine geordnete Muskeltätigkeit nicht mehr aus. Bemerkenswert war, daß Tiere mit belasteten oder auch gefesselten Halteren augenblicklich flugtüchtig und bewegungslustig wurden, sobald die Halteren befreit waren, und zwar oft nach tagelangem Verharren im Zustand halber Lähmung der Gliedmaßen.

Im übrigen sind schnell schwingende Stimulatoren bei den Insekten häufiger, als man annahm. Bei einer griechischen *Sisyphus*-Art (Lamellicornier, *Coleopt.*) beobachtete v. Lengerken (1934), daß

der Käfer vor dem Flug die Vordertarsen emporschlägt und in schwirrende Bewegung versetzt. Dasselbe Verhalten zeigen verwandte einheimische Dungkäfer (*Onthophagus* spec., nach mündlicher Mitteilung von Dr. Lühmann, Immekath). Die kolbenförmigen Vorderflügel der Strepsipterenmännchen sind den umgebildeten Hinterflügeln der Dipteren analog (Ulrich 1930).

4. Kopulationserscheinungen.

Die Beobachtung der Kopulationserscheinungen bei den drei besprochenen Arten der Gattung *Tipula* verlohnt sich aus mehreren Gründen: Die Aufdeckung der Funktion des komplizierten männlichen Kopulationsapparates (Hypopyg) bestätigt das züchterische Ergebnis, nämlich daß drei gute Arten zu unterscheiden sind. Bei jeder der drei untersuchten Spezies verhalten sich männliche und weibliche Genitalorgane wie ein Haken zur passenden Öse.

Nach Lindner (1923) sind die bisherigen Kenntnisse über die Funktion des Dipterenhypopygs »außerordentlich dürftig«. Die vorhandenen Beobachtungen genügen nicht, um die Frage nach der Funktion der Kopulationsorgane zu lösen. Bloße Beschreibungen vermögen die plastische Ausprägung der einzelnen Teile nicht anschaulich zu machen, wie bereits Westhoff und Bodenheimer bedauern. Auch die mikroskopische Betrachtung macht ein Verständnis ihres funktionellen Zusammenwirkens nicht möglich. Nur die binokulare, stereoskopische Beobachtung erlaubt hier, Bau und Funktion der Organe in Einklang zu bringen. Die folgenden morphologischen Erörterungen erstrecken sich auf die Teile, deren Funktion beim Kopulationsakt von Belang ist:

a) Der männliche Kopulationsapparat.

Mitteilungen über den Bau der männlichen Kopulationsorgane gehen zurück auf Réaumur (1740) und Dufour (1851). Westhoff (1882) findet den äußeren Genitalapparat geeignet zur Charakterisierung sonst gering unterschiedener Formen. Für die Wiesenschnaken jedoch kommt er zu Fehlschlüssen. In seiner Arbeit findet sich eine neutrale Nomenklatur für die Teile des Hypopygs, die der Bezeichnungsweise von Berlese (1909) vorzuziehen ist. Bodenheimer (1924) stellt die vorhandenen Beobachtungen zusammen. Eine Umbenennung der einzelnen Organe im männlichen Begattungsapparat gemäß ihrer Leistung bei der Kopula halte ich nicht für erforderlich.

Alle Teile des Abdomens, die morphologisch oder physiologisch zum Kopulationssystem gehören, bilden nach Westhoff (gegen Snodgrass, 1904) das Hypopygium. Den Genitaltrakt birgt das stark umgewandelte und in der Ruhelage schräg aufwärts gerichtete zehnte Abdominalsegment (Abb. 3a, 10_s, 10_t) im Inneren. Die äußeren Hilfsapparate sitzen diesem kolbenartig verdickten Segment am Ende auf und ragen ebenfalls schräg in die Höhe. Von der Dorsalseite überdeckt

dabei die dachförmige Lamella terminalis supera (Lam.t.sup.) den Greifapparat des ♂. Lateral umhüllen ihn zwei dünne Chitinblätter, die Appendices superae (App.sup.), die jederseits an der Basis der Begattungsklammer — der sogenannten Appendix intermedia - - angewachsen sind und mit ihr zusammen bewegt werden. Am unteren Rand der Appendices superae sind zwei starke Chitinhäken, die Partes

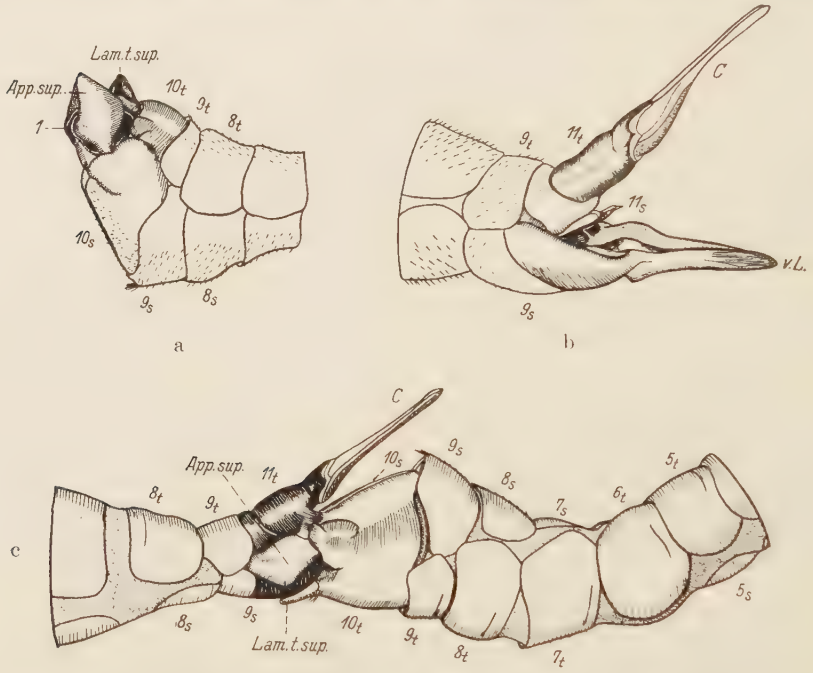

Abb. 3. a *Tipula paludosa*, Abdominalende des Männchens von der Seite. Hypopyg in Ruhestellung. 15 : 1. b Desgleichen, Legeapparat des Weibchens von der Seite. Die Cerci sind hochgeklappt. 15 : 1. c Desgleichen, äußere Genitalien eines kopulierenden Pärchens von der Seite. Drehung des Hypopygs beim Männchen. Verwindung des Abdomens.
App. sup. Appendix supera, *C* Cerci, *Lam. t. sup.* Lamella terminalis supera, *s* Sternit, *t* Tergit, *1* Pars prima.

primae (1), sichtbar. Präpariert man die Appendix supera einer Seite ab, so erblickt man die komplizierten Appendices intermediae. Die Greiforgane rechts und links sind voneinander unabhängig beweglich. Man kann also einen solchen Anhang zur näheren Betrachtung nach hinten herausklappen (Abb. 4). Bei den Wiesenschnaken besitzt die Appendix intermedia eine besonders ursprüngliche Beschaffenheit. Sie besteht bei diesen Arten noch aus allen vier »möglichen« Teilen, von denen bei vielen Verwandten bald dieser, bald jener reduziert auftritt. Der Greifanhang jeder Seite ist als Ganzes mitsamt seiner Chitinschale

(*App.sup.*) um einen Gelenkkopf (Abb. 5, *Gk*) beweglich. Unter der Appendix supera findet man zu äußerst jederseits einen kräftigen glatten Chitinhaken, die Pars prima (Abb. 4, 1_r). Weiter der Medianebene zu wölbt sich ein heller chitinisierter Teil — Pars secunda (2) — vor. Ein brettförmiger Anhang mit einem stumpfen rückwärtigen Spitzchen — Pars tertia (3) — ist ebenfalls starr der gemeinsamen Basis angefügt. Fast rechtwinklig zur Pars tertia stehend, springt ein vierter axtklingenartiger Fortsatz aus der Befestigungsstelle heraus, die Pars quarta (4).

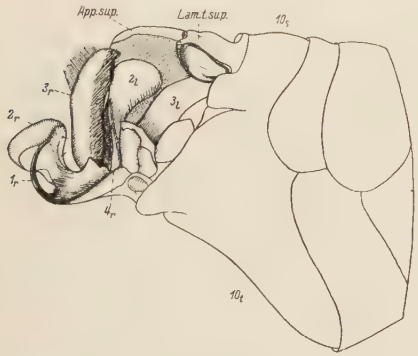

Abb. 4. *Tipula paludosa*, männl. Hypopyg in Ruhestellung.
Die rechte Appendix supera ist abpräpariert und die rechte Appendix intermedia nach hinten herausgeklappt. Linke Appendix intermedia in der Ruhelage zum Teil sichtbar.
l links, *r* rechts, *s* Sternit, *t* Tergit.

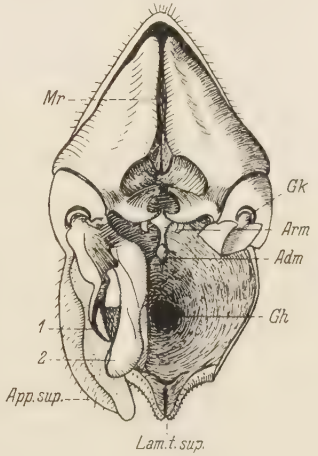

Abb. 5. *Tipula czizeki*, Hypopyg eines kopulierenden Männchens von hinten.
Linke Appendix intermedia abgeschnitten. 30:1.
Adm Adminiculum, *Arm* Chitinarme des Adminiculum, *Gh* Genitalhöhle, *Gk* Gelenkkopf der Appendix intermedia. Die übrigen Bezeichnungen wie in Abb. 4.

Die drei nahe verwandten Wiesenschnakenarten kann man an der Beschaffenheit der Pars secunda der männlichen Begattungsorgane sicher unterscheiden, wie aus der Bestimmungstabelle S. 469 hervorgeht. Bei *T. oleracea* hat dazu die Pars prima — der Chitinhaken — eine auffallend rechtwinklige Krümmung im Gegensatz zu der runden Form bei den beiden anderen Arten. Abb. 4 zeigt noch die Ruhelage der linksseitigen Appendix intermedia. Zu den äußeren Hilfsapparaten bei der Kopula ist noch das sogenannte Adminiculum (Abb. 5, *Adm*) zu rechnen, ein dreiarmiges Chitingerüst, das in der Medianlinie zwischen den Gelenken der Appendices intermediae liegt. Es ist mit zwei Chitinplatten (Arm) in die Sternitenmuskulatur eingefügt; der dritte Arm ist an der Spitze zu einer Röhre entwickelt, durch die der Penis bei der Kopula hindurchtritt. Morphologisch soll dieser Anhang nach Weschè

und Snodgrass die umgewandelten Gonapophysen darstellen. Die einzelnen Teile des Hypopygs sind mit Borsten und Sinneshaaren besetzt.

b) Der weibliche Kopulationsapparat.

Die äußeren weiblichen Genitalien bilden eine Legeröhre, die bei der Eiablage in den Boden gestoßen wird. Die dorsalen Teile dieser Röhre lassen sich wie eine Haube hochheben (Abb. 3b), und die Lamellen (*C*) sind spreizbar, während die ventralen (*v.L.*) eine starre schiffchenförmige Führungsrinne für das Ei bilden (Abb. 6).

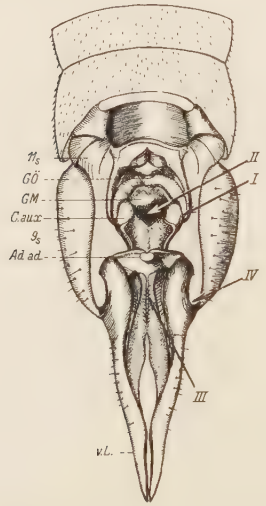

Abb. 6. *Tipula czizeki*, ventrale Legescheiden des Weibchens von oben. Die Cerci sind hochgeklappt und abgeschnitten. 20:1. *Ad.ad.* Adminiculum adminiculi, *C.aux.* Corpus auxiliare, *GM* Genitalmulde, *GÖ* Geschlechtsöffnung, *v.L.* ventrale Lamellen, 11_s 11. Sternit, *I IV* Lage der Teile der Appendices intermediae bei der Copula (Pars prima bis Pars quarta). Vgl. Text S. 490.

Nach der Berleseschen Nomenklatur (1909) sind die dorsalen Lamellen (*C*) als umgewandelte Cerci zu deuten. Zwischen ihnen läuft, von der Ventralseite sichtbar, der letzte Tergit spitzbogenförmig aus, der den After von unten her bedeckt. Die Cerci überragen die ventralen Schienen des Legeorgans. Die unteren Lamellen (Abb. 6) sollen nach Berlese Verlängerungen des 9. Sterniten darstellen. Dieser selbst ist eine muskelerfüllte Chitinschale ($9\,s$), in der eine Anzahl von Hilfsapparaten für die Kopulation geborgen sind. Diese sind noch nicht beobachtet worden.

Unmittelbar hinter der Geschlechtsöffnung (*GÖ*) senkt sich eine chitinausgekleidete Mulde (*GM*) ein (Alveus genitalis). Sie wird lateral von geländerartigen Chitinleisten eingefaßt. Senkrecht über der Geschlechtsöffnung gliedert sich eine bewegliche Klappe ab, die von Berlese als der verkümmerte 11. Sternit (11_s) bezeichnet wird und in der Ruhe die Genitalöffnung und die Einsenkung davor zudeckt. Als besondere Differenzierungen des die postvaginale Vertiefung flankierenden Chitingeländers fallen zwei knopfförmige, blitzend glatte Körperchen auf, die für die Befestigung des männlichen Kopulationsapparates wichtig sind. Sie mögen Corpora auxiliaria heißen (*C.aux.*). Caudalwärts wird die Genitalvertiefung abgeschlossen durch einen Chitinwall, der sich in der Medianebene zu einem polsterartigen Zapfen erhebt. Wegen seiner Funktion bei der Kopula verdient dieser den Namen Adminiculum adminiculi (*Ad.ad.*).

Bei der Eiablage wird die Legeröhre in den Boden gebohrt. Das ausgestoßene Ei haftet an den Erdpartikeln. Wie schon gesagt wurde, schleudern dekapitierte Weibchen die Eier fort. Das Ei tritt aus der Geschlechtsöffnung, wobei die Cerci gehoben werden. Es rutscht in das ventrale rinnenförmige Becken (*v. L.*). Darauf werden die Cerci durch Muskelzug herabgedrückt und seitlich auseinandergespreizt. Das Ei gerät so in die Medianspalte der Dorsallamellen (*C*) und wird mit hörbarem Knipsen fortgeschnellt. Bodenheimers Angabe (1924), daß die Cerci sich dabei kreuzen, ist einer Fehlbeobachtung zuzuschreiben.

c) Die Kopula.

Das Zustandekommen der Kopula hat bereits del Guercio (1914) beobachtet, Rennie (1917) und Gasow (1933) haben kopulierende Pärchen photographiert. In den Einzelheiten wurde den Vorgängen bei der Paarung noch nicht nachgegangen, obwohl gerade solche Beobachtungen erwünscht sind. Überdies gehören die Erörterungen hierüber in Zusammenhang mit den das »Hypopygium inversum« betreffenden Fragen.

Abb. 7. *Tipula paludosa*, Ausgangsstellung bei der Kopulation. Das Männchen ergreift die weiblichen Legescheiden mit der Hypopygzange. Beine des Männchens nicht gezeichnet. Seitenansicht.

Das stets kopulationslustige junge Männchen überwältigt das Weibchen. Es fällt über die sitzende Partnerin her (Abb. 7), umstrickt sie mit seinen langen Beinen und zwingt sie zur Ruhe, wenn sie widerstrebt. Dabei schwirrt das ♂ heftig, betastet und betupft mit Antennen und Labellen den Thoraxrücken des ♀ und biegt sein Abdomen gleichzeitig von links oder rechts so ein, daß es die ventralen Legescheiden des ♀ zu fassen kriegt. Dann hält es die Flügel plötzlich still, während das Hypopyg sich verankert. Das Ergreifen der äußeren weiblichen Genitalien dauert selten mehr als 1 Sekunde. Das Betupfen des weiblichen Thorax mittels der Labellen ist als kurzes Begattungsvorspiel aufzufassen und dem »Kuß« bei *Musca* zu vergleichen.

Die Begattungsanhänge des Hypopygs öffnet das ♂ gleich zu Beginn der Kopula wie die Backen einer Zange und ergreift die Ventrallamellen der ♀ Legeröhre nahe ihrer Basis (Abb. 7). Dann schnappen die einzelnen Greifhaken in ihnen entsprechende Ösen ein, wobei auch

noch die Cerci festgehalten werden. Erst nachdem das Hypopyg sich vollkommen befestigt hat, schwingt sich das ♂ mit kurzem Flügelschlag aus seiner Reitstellung mit aufgebogenem Abdominalende in die endgültige Kopulationsstellung (Abb. 8), in der beide Partner oft halbe Tage lang verharren. Das ♂ sitzt dann dem ♀ gegenüber, in der Regel kopfabwärts an Halmen. Beim ungestörten Pärchen legt das ♀ dann häufig seine Flügel über dem Leib zusammen, während das ♂ das niemals während der Kopula tut. Das ♀ verhält sich vollkommen passiv, bis auf langsame rhythmische Kontraktionen der Muskulatur in den letzten Segmenten, durch die wohl das Sperma ins Receptaculum seminis aufgenommen wird.

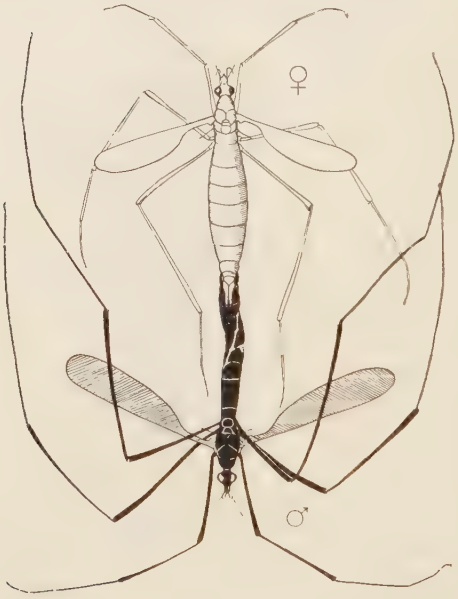

Abb. 8. *Tipula paludosa*, Endstellung bei der Kopulation. Dorsalansicht.

In zwei Fällen starb das ♂ (*T. czizeki*) während der Kopula (Alterstod). Das ♀ schleppte beidemal die Leiche mit sich herum und versuchte mit den Hinterbeinen, die Legescheiden zu befreien, was ihm aber mißlang. Bodenheimers Meinung, daß es dem ♀, »mechanisch betrachtet, ein leichtes sei, dem ♂ zu entfliehen«, und daß sein ruhiges Beharren sexueller Hypnose zu verdanken sei, ist ohne jede Begründung. Stört man das Pärchen, so übernimmt bei der Flucht stets das ♀ die Führung. Kopulierende Pärchen von *T. lateralis* und *T. vernalis* traf ich recht häufig fliegend an, Wiesenschnakenpärchen dagegen nie.

Es liegt auf der Hand, daß das ♂ beim Übergang aus der Ausgangsstellung (Abb. 7) in die endgültige Kopulationsstellung (Abb. 8) mit seinem Hypopyg eine Drehung von 180° um die Längsachse machen muß.

Nach Feuerborn (1923) haben viele Dipteren ein »Hypopygium inversum«, d. h. der männliche Kopulationsapparat dreht sich in Anpassung an die weiblichen Genitalien nach dem Schlüpfen der Imago um 180°. Für *Calliphora*

forderte Feuerborn aus dem anatomischen Befund des männlichen Genitaltrakts sogar eine Drehung von 360° (Hypopygium circumversum). Schräder (1927) bestätigte das in den Einzelheiten und fand, daß diese Drehung schon auf dem Puppenstadium stattfindet. Lindner beobachtete bei der Pilzmücke *Diadocidia*, daß eine Drehung um 180° »sehr langsam, ganz allmählich« nach der Flügelentwicklung vor sich ging. Bei *Anopheles* dreht sich das Hypopyg in den ersten beiden Lebenstagen der Imago. Ferner ist das Hypopygium inversum, in dem der After also ventral vom Penis liegt, noch für *Psychodidae*, einige *Chironomidae* und *Dolichopodidae* nachgewiesen. Edwards (1920) fand bei der Tipulide *Thaumastoptera* eine Drehung um 180°, was jedoch Shiuwen Liang nicht bestätigen konnte. Es lag nahe, das Hypopyg der mir vorliegenden Tipuliden auf die Drehung hin zu prüfen. Das konnte nur an Tieren geschehen, die ich aus der Puppe züchtete und die ich bei und nach dem Schlüpfen beobachten konnte.

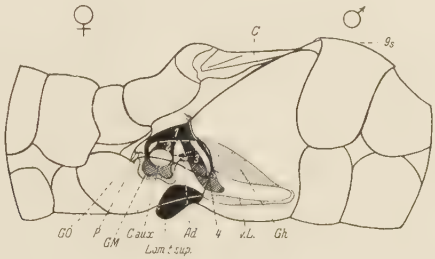

Abb. 9. *Tipula czizeki*, Lage der männlichen und weiblichen äußeren Genitalien bei der Copula. Seitenansicht, Schema. Die Dorsallamellen des ♀ sind unter dem 9. Sterniten des ♂ steckengeblieben. Bezeichnungen wie in den Abb. 4, 5 und 6.

Ich fand weder bei *T. paludosa* noch bei *T. czizeki* noch bei *T. lateralis*, *T. vernalis* und *Pachyrhina maculata* ein Hypopygium inversum. Der After liegt dorsal vom Penis und bleibt in dieser Lage während der Puppenruhe und das ganze imaginale Leben hindurch, ausgenommen die Kopulation. Es findet keine dauernde Drehung des Hypopygs statt. Vielmehr stellt sich das Hypopygium inversum durch den Gang der Kopula jedesmal von neuem her und wird nach der Begattung immer wieder rückgängig gemacht. Es wird bei Tipula auch nicht ausschließlich das Hypopygialsegment aus seiner Lage verdreht, vielmehr winden sich die vorangehenden Körperringe mit. Häufig ist sogar das ganze Abdomen mit Ausnahme der drei ersten Ringe am Ausgleich der hypopygialen Torsion beteiligt (Abb. 3c und 8). Im einzelnen wirken die Teile des Hypopygs folgendermaßen zusammen:

Mit gespreizter Hypopygzange ergreift das ♂ die ventralen Legescheiden des ♀ und biegt sofort den Klammerapparat so weit ein, daß sich die Ventrallamellen (*v.L.*, Abb. 6) fast in ganzer Länge in das 10. Segment des männlichen Abdomens hineinschieben (Abb. 3c).

Das ♂ zieht also die ventralen Legescheiden des ♀ in das Hypopyg hinein. Der Raum zwischen der Lamella terminalis supera und dem Adminiculum (Abb. 5, *Gh*) dehnt sich beim kopulierenden ♂ zu einer geräumigen Genitalhöhle aus (Abb. 9, *Gh*), indem der sonst hier sichtbare Analkegel zurückgedrängt wird. Ähnlich funktionierende Genitalhöhlen finden sich auch bei anderen Dipterenmännchen, z. B bei *Musca*.

Das Hypopyg hält auch die Cerci fest, indem es sie nämlich in die dann klaffende Medianrinne (Abb. 5, *Mr*) des 10. Sterniten einschließt. Die dorsalen Legescheiden werden aber freigegeben, sobald das ♂ sich endgültig befestigt hat, also noch vor der Einnahme der endgültigen Kopulationsstellung. Stehen sich dann ♂ und ♀ gegenüber, so haben die Organe die in Abb. 3c dargestellte Lage. Bei *T. czizeki* bleiben die Spitzen der Cerci (*C*) manchmal unter der Wölbung des (nun oben liegenden) 9. Sterniten (9_s) stecken (Abb. 9). Die Appendices superae des Hypopygs bedecken auch während der Kopula die inneren Greifapparate, indem sie zwischen dem tergalen und dem sternalen Teil der Legeröhre dem weiblichen Abdomen anliegen (Abb. 3c). Bei den pumpenden, rechts und links abwechselnden Bewegungen der Appendices intermediae bewegen sie sich mit. Sie haben jedoch außer der Funktion als Schutzhülle keine weitere Bedeutung für die Kopula. Es gelang mir in mehreren Fällen sowohl bei *T. paludosa* als auch bei *T. czizeki* dem ♂ während der Kopula sehr vorsichtig diese blattförmigen Chitinhüllen abzukneifen, so daß sich Blut ergoß. Die Kopula wurde ruhig fortgesetzt. Bodenheimers Ansicht, daß die Borsten darauf »durchaus den Eindruck von Sinneshaaren machen«, ist also nicht richtig. Das Fehlen eines oder beider Appendices superae hinderte die operierten ♂♂ nicht, erneut zu kopulieren.

Abb. 9 zeigt die einzelnen Teile der Appendices intermediae - der Klammereinrichtungen - - in Beziehung zum Legeapparat des ♀ bei der Kopula. Die Pars prima - - der äußere Chitinhaken jederseits - - greift in eine kleine Chitinbucht an der Basis des Corpus auxiliare (Abb. 6, *I*; Abb. 9). Die Pars secunda ist in die Genitalmulde (*GM*) des ♀ versenkt (Abb. 6, *II*) und nimmt an ihrer Außenseite jederseits das Corpus auxiliare in einer löffelartigen Höhlung auf. Die Pars tertia preßt mittels ihres haarbesetzten Randes die Basis der ventralen Legescheiden gegen die männliche Lamella terminalis supera (Abb. 6, *III*), die ihnen jetzt - nach der Drehung — unten als Führungsrinne anliegt (Abb. 9). Die Pars quarta setzt sich in eine Chitinbucht zwischen dem Rand des 9. Sterniten und dem basalen geschwungenen Anlauf der

Ventrallamellen (Abb. 6, *IV*, Abb. 9). Das Adminiculum – die Penisstütze — (Abb. 5) senkt sich während der Kopula auf den Chitinzapfen *Ad.ad.* (Adminiculum adminiculi) des ♀ herab (Abb. 6 und 9). Von hier wird der Penis zwischen den Partes secundae hindurch in die Geschlechtsöffnung eingeführt. Zwei dichte Büschel starker Borsten am Ende des 10. Sterniten dienen zweifellos der Lagewahrnehmung. Von den Elementen der Appendices intermediae sind besonders die Partes secundae reichlich mit Sinnesorganen besetzt. Das ist verständlich, da diese Teile dicht vor den Introitus vaginae zu liegen kommen und das Führungslager für den fadendünnen Penis darstellen. Man findet demgemäß auch die meisten Sinneskörper auf ihrer Innenseite. Am auffälligsten ist dort ein Feld kuppelförmiger Sinneskörper, die den an der Basis der Halteren stehenden »Papillen« ähnlich sehen. Hat man ein während der Kopula fixiertes Mückenpärchen, so kann man leicht beobachten, daß der in die Vagina eingeführte Penis gerade zwischen diesen beiden Sinnesplatten hindurchläuft (Abb. 9, *P*). Sie dienen also der Orientierung. Ferner deutet der homologe Bau dieser gehäuften Sinnesorgane mit den Sinnesplatten an der Halterenbasis darauf, daß sie auch Tonuserreger sind. Diese Eigenschaft mag für die Tätigkeit der beim Geschlechtsakt arbeitenden Muskulatur von Bedeutung sein. Auch die Pars tertia trägt am Rande Borstenbesatz, und zwar besonders reichlich an der Stelle, mit der während der Kopula die ventralen Legelamellen den Lamellae terminales superae angedrückt werden (Abb. 4). Die Lamellae terminales superae des ♂ sind reichlich mit Sinneszapfen ausgestattet, die zum Zustandekommen der Kopula sicher wichtig sind, da die Lamellae die Führungsrinne für die festgehaltenen Legescheiden darstellen.

d) Paarungsgewohnheiten.

Die geringen Unterschiede im Bau des Hypopygs reichen aus, um eine Bastardierung der drei Wiesenschnakenarten unmöglich zu machen. Bereits DE JONG (1925) beobachtete Paarungsversuche von *T. oleracea* (Herbstgeneration) × *T. paludosa* und auch *T. oleracea* × *T. czizeki*, jedoch gelang die Kopula nie. Ich sah mehrmals, daß ♂♂ von *T. czizeki* wie toll über ♀♀ von *T. paludosa* im Käfig herfielen, auch die Legescheiden ergriffen, aber sogleich wieder losließen. Auch von anderen Arten sah ich keine heterogenen Pärchen. DE JONG fand allerdings im Freien *Pachyrhina maculata* × *P. lineata*. An einem Grabenrand fiel mir sogar ein ♂ von *T. lateralis* auf, das mit einem ♀ von *Poecilostola punctata* SCHR. die Kopula versuchte. — Ausschlaggebend für die

Kreuzungsisolation der Wiesenschnakenarten ist die Pars secunda des hypopygialen Greifanhanges in ihrer Anpassung an die Genitalmulde des ♀. So kann z. B. ein ♂ von *T. oleracea* nicht mit anderen ♀♀ kopulieren, weil deren Genitalmulde (Abb. 6, *GM*) nicht tief genug ist, und fremden ♂♂ gelingt nicht die Kopula mit *Oleracea*-♀♀, weil ihre Partes secundae in den engen Alveus genitalis nicht hineinpassen. Ebenso hindert die Beschaffenheit der äußeren Genitalien die Kreuzung von *T. paludosa* und *T. czizeki*. Sobald das ♂ die endgültige Kopulationsstellung eingenommen hat (Abb. 8), beginnt die hypopygiale Muskelpresse mit rechts und links abwechselnden Bewegungen. Die fadendünne Rute wird auf 0,5—0,7 cm in die Vagina eingeführt. Bei gestörter Kopula tritt sie nur langsam zurück. Oft folgt jedoch die Besamung nicht unmittelbar auf die Kopulation. Von einem Herbstschnakenpärchen, das eine Nacht in Kopula verharrt hatte, war des Morgens vom Männchen noch keine Anstalt zur Penisimission gemacht.

Das kopulierende ♂ wehrt andere paarungslustige ♂♂ nicht ab. Diese suchen die Ventrallamellen der weiblichen Legescheiden zu erfassen. Da diese im männlichen Hypopyg stecken (Abb. 5), rutschen die Backen der Greifzange ab und kneifen dabei oft in das Abdomen des ♀ oder auch des kopulierenden ♂. Endlich bleiben solche Störenfriede dann über dem Pärchen sitzen, um das ♀ in Besitz zu nehmen, sobald nur sein Partner die Kopula löst. Nur in einem Fall sah ich (von mehr als 100), daß ein ♂ von *T. czizeki* durch seine ungestüme Aufdringlichkeit das kopulierende ♂ vertrieb. — Während der Kopula schwirren die Halteren in kurzen Abständen im Rhythmus der arbeitenden Muskelpresse. Wenn diese ruht, stehen auch die Halteren still. Die ♂ von *T. czizeki* reiben während der Kopula lebhaft ihre Antennen aneinander. *T. paludosa* zeigt das bewegliche Spiel der Fühler seltener. Die ♀♀ halten stets bei beiden Arten die Antennen still. Bei *T. lateralis* sah ich, daß das ♂ mit den Tibien der Hinterbeine die Seiten des weiblichen Abdomens bestreicht; für die Wiesenschnaken konnte ich nichts ähnliches feststellen.

Das frisch geschlüpfte ♀ ist begattungsreif. Ein Sumpfschnakenmännchen, das ich zu einem eben schlüpfenden, noch mit dem Abdomen in der Puppenhülle steckenden (Abb. 1) ♀ setzte, fiel über das völlig weichhäutige Tier her, stürzte es dabei aus der Exuvie und vollzog in Sekunden die Kopula. Das ♀ entleerte sein Meconium während der Paarung ($T = 22°$ C). — Ein eben geschlüpftes ♂ derselben Art, das einem kopulierenden Pärchen zugesellt wurde, blieb zunächst teilnahmlos. Nach 5 Minuten jedoch, sobald sein Abdomen auf die normale Länge geschrumpft war, betastete es das ♀ und blieb über ihm sitzen. Nach 20 Minuten zwickte es bereits das kopulierende ♀ mit der Hypopygzange (T 19° C). Die ♂♂ sind stets begattungslustig.

Zwei ♂♂ von *T. czizeki* starben in Kopula. Um ♀♀, die schon ihre Eier abgelegt haben, kümmern sich die ♂♂ entweder gar nicht oder fliegen sie auch noch an, bleiben aber über ihnen sitzen, ohne die Kopula zu vollziehen. Der Paarungsreflex wird nicht so übermächtig wie in der Nähe junger ♀♀ oder auch noch kurz nach der Ablage stehender.

Im Freien fliegen die ♂♂ offenbar auf die Bewegung der ♀♀ herzu und unterliegen dann spezifischen Sexualreizen, die die reflektorische Kette der Kopulationsbewegungen auslösen. Sperrt man ein junges ♀ in einen kleinen Gazekäfig, den man dann in einen von ♂♂ besetzten Versuchsraum bringt, so sammeln sich diese um das (nicht sichtbare) ♀ und geben ihre Erregung kund, indem sie die Hypopygzange spreizen, das Abdomen dorsal einkrümmen, endlich auch ihre Greiforgane (aktiv) drehen. Sie machen alle Bewegungen einer normalen Kopula ins Leere als Antwort auf den vom ♀ ausgehenden Sexualreiz. Bei Zimmertemperatur vollziehen die ♂♂ im Käfig auch bei völliger Dunkelheit die Kopula und ebenso paaren sich ♂♂ mit schwarz lackierten Augen wie normale. Antennenlose ♂♂ im Käfig sind träger als intakte Tiere, jedoch finden sie ihre Partner auch dann noch, wenn ihnen neben den Antennen noch die Palpi labiales fehlen. Im Freien jedoch müssen die ♂♂ die ♀♀ erjagen, und hier dürfte der Verlust der Augen und der Antennen nicht zu ersetzen sein. Im Zuchtkäfig kann man regelmäßig beobachten, daß einzelne ♂♂ andere überfallen, wobei sie Kopulationsbewegungen machen. Offenbar handelt es sich hierbei um einen Paarungsirrtum. Den angefallenen ♂♂ haften wohl in den meisten Fällen von der letzten Kopula noch Riechstoffe des ♀ an. Gelegentlich versuchen begattungswütige ♂♂ auch die Kopula ohne nähere Partnerprüfung bei Geschlechtsgenossen der eigenen Art oder ♀♀ sogar anderer Gattungen (*Poecilostola*, siehe S. 491).

Über Anzahl und Dauer der Kopulationen hat Rennie (1917) Beobachtungen gesammelt. Die ♂♂ kopulieren mehrfach mit demselben oder mit verschiedenen ♀♀, und auch die ♀♀ legen nicht immer gleich nach der ersten Paarung ihre Eier ab. Bis zu 10 Kopulationen sind in 2—3 Tagen bei ♂♂ und ♀♀ im Käfig leicht zu beobachten. Die Vereinigung dauert von $^1/_2$ Stunde bis zu 5 und 6 Stunden, und Tiere, die abends die Kopula eingehen, bleiben in der Regel nachts vereint.

Man findet im Freien bei allen Wiesenschnakenarten und auch bei den anderen von mir gesammelten Tipuliden mehr ♂♂ als ♀♀. Diese Erscheinung gab Anlaß zur Vermutung einer Protandrie, die jedoch nicht vorliegt. de Jong fand bei *T. paludosa* das Verhältnis ♂ : ♀ = 3 : 2. Ich erhielt von 54 aus der Puppe gezüchteten Exemplaren der Sumpfschnake 30 ♂♂ und 24 ♀♀ (5 : 4). Auszählergebnisse von Freilandfängen sind als Beitrag zur Frage der Geschlechterverteilung unbrauchbar, da die ♀♀ weniger umherfliegen als die ♂♂ und nach der Eiablage sich am Raingebüsch, im Schilf usw. aufhalten, jedenfalls zum großen Teil nicht mehr im eigentlichen Fluggebiet. Bodenheimers Zahlen (♂ : ♀ = 10 : 1) sind daher von der Wahrheit sehr weit entfernt.

Für *T. czizeki* (Herbstschnake) fand ich eindeutig das Geschlechtsverhältnis 1 : 1. Von 90 gezüchteten Mücken waren 47 ♂♂ und 43 ♀♀. Wahrscheinlich sind auch bei der Sumpfschnake normalerweise die Geschlechter gleich verteilt, und nur unter mangelhaften Bedingungen sind die ♀♀ in der Minderzahl. Parasitenbefallene Zuchten lieferten mir relativ mehr ♂♂ als gesunde; jedoch sind die Anzahlen zu klein, um beweiskräftig zu sein.

Immerhin ist für *T. paludosa* die Möglichkeit einer ungleichen Geschlechtsverteilung nicht von der Hand zu weisen: H. Bauers Untersuchungen über »die Chromosomen von *T. paludosa* in Eibildung und Spermatogenese« (1932) ergaben, daß die Reifung der Geschlechtsorgane im Larvenstadium abläuft. Bereits Anfang Mai haben die Larven in ihren Gonaden Oo- bzw. Spermatogonien.

Bei *T. paludosa* kommen verschiedene Chromosomenzahlen vor. Man findet stets 6 große Chromosomen und daneben 2—6 kleine in den Zellen. »Eine Konstanz der Chromosomenzahlen im Individuum ist nicht immer anzutreffen. Neben Gonaden, in denen sich nur Kernteilungen mit derselben Chromosomenzahl finden, gibt es solche, in denen verschiedene Zahlen vorkommen«. Auch beide Gonaden eines Tieres können ungleich sein in bezug auf die Chromosomenzahl. Die ungleichmäßige Chromosomenbesetzung selbst der Zellen eines und desselben Organes ist auf Nondisjunction der kleinen Chromosomen zurückzuführen. Man findet also 8—12 Chromosomen je nach Tier, Organ und Zelle. Offenbar leiten sich die höheren Chromosomenzahlen alle von 8-Tieren (durch Nondisjunction) ab. Bei Kombinationen >13 tritt vielleicht zygotische Sterblichkeit ein. Daraus mag sich manchmal der Ausfall der Embryonalentwicklung erklären.

Die kleinen Chromosomen sollen in Beziehung zu den Geschlechtschromosomen stehen, allerdings ist diese Vermutung einstweilen unbeweisbar. Bestünde aber eine Beziehung, so wäre bei den Spaltungsanomalien der kleinen Chromosomen wohl eine geschlechtsbedingte Sterblichkeit denkbar. Reizvoll wäre nunmehr eine vergleichende Untersuchung der Gonaden von *T. czizeki* auf ihre Chromosomenverhältnisse, da bei dieser Art das Geschlechtsverhältnis 1:1 nachgewiesen ist. Aus einer solchen Untersuchung könnten vielleicht Schlüsse auf die Natur der kleinen Chromosomen bei *T. paludosa* gezogen werden.

V. Ei und Embryonalentwicklung.

Die Eier der Wiesenschnaken sind glänzende, schwarze, langovale Körperchen (Abb. 10 und 11). Sie reifen während der Puppenruhe, so daß — wie bereits gesagt wurde — die schlüpfende Imago begattungsfähig ist. Der Eivorrat schimmert beim Auskriechen aus der Puppenhülle durch die gedehnten Intersegmentalhäute des Weibchens. Die Eigröße hängt nicht ab von der Größe und damit dem Ernährungszustand der Mücke, wohl aber variiert die Eizahl außerordentlich. Sie beträgt im Höchstfall etwa 500; die kleinste Zahl von 36 Stück

legte ein Sumpfschnakenweibchen, das aus einer Larvenzucht mit starkem Gregarinenbefall stammte.

Die Eier sind von einem elastischen einschichtigen Chorion umhüllt, das vollkommen glatt und glänzend ist. Häufig haften der Schale noch dünne Schleimfäden aus den Ovarien an. Da an der schwarzen Chorionwand die Mikropyle schwer sichtbar ist, vermutete man Parthenogenese (Rennie 1917), was jedoch nicht zutrifft. Bei genauer Betrachtung findet man die Mikropyle stets an den Eiern aller *Tipula*- und *Pachyrhina*-Arten. Sie liegt in einer kleinen Grube, die nach Gross (1903) auf eine Verdickung des Follikelepithels zu Beginn der Chorionbildung zurückgeht und ist in der Regel dem einen Pol genähert. Die Eier von *T. czizeki* und *T. oleracea* (im Gegensatz zu denen von *T. paludosa*), desgleichen die von *T. lateralis*, *T. maxima* u. a. zeichnen sich durch einen tellerartigen kleinen Aufsatz aus, der dem mikropylenfernen Pol aufliegt (Abb. 11a). Diese Platte besteht aus einem einzigen klebrigen Faden, der sich unter Wasser leicht bis auf 1,2 cm Länge ausrollen läßt (Abb. 11b). Bei Tipuliden mit wasserlebenden Larven läßt sich die biologische Bedeutung des Seiles erkennen: *T. lateralis* und *T. maxima* legen — wie ich häufig sah — ihre Eier in den feuchten Ufersand und -schlamm von Wiesengräben nur wenig über dem Wasserspiegel. Der im Wasser entrollte Polfaden legt die Eier vor Anker. Angeheftet an Sandkörnchen, sind sie der Gefahr des Verspültwerdens weniger ausgesetzt. Bei *T. czizeki* oder *T. oleracea* kommt dem Faden offenbar aber keine spezifische Bedeutung zu, denn diese Arten legen ihre Eier an dieselben Stellen und in derselben Weise ab wie *T. paludosa*, die eine solche Befestigungsvorrichtung nicht ausbildet. Es wird angegeben, daß Wiesenschnakeneier besonders anfällig gegenüber Pilzen seien. An gesunden Eiern konnte ich das nicht finden. Von manchen Gelegen entwickelten sich restlos alle Eier. In anderen Fällen schlüpfte unter gleichen Bedingungen

Abb. 10. *Tipula paludosa*, Ei. 20:1. *Mkrp* Mikropyle.

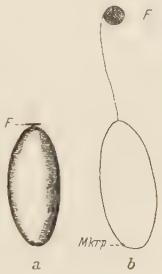

Abb. 11. *Tipula czizeki*, Eier. *F* Aufgerollter Befestigungsfaden. *Mkrp* Mikropyle.

keine einzige Junglarve aus einem Gelege, obwohl das Weibchen von mehreren Männchen begattet worden war. Solche Eier waren bald von grünlichem Pilzrasen überzogen. Entwicklungsunfähige, von begatteten Weibchen normal abgelegte Eier fand ich relativ häufig, so daß sich zygotische Sterblichkeit vermuten läßt.

Kurz nach der Ablage beträgt die größte Länge des Eies von *T. paludosa* durchschnittlich 1,049 mm bei 0,395 mm Dicke. Nach dem ersten Tage mißt es 1,078 × 0,414 mm, nach 3 Tagen 1,143 × 0,473 mm und kurz vor dem Schlüpfen der Junglarve 1,174 × 0,496 mm. Außer der Volumvergrößerung deuten keine Anzeichen auf die im Ei ablaufende Entwicklung. Embryonalbewegungen sind nicht zu sehen. Auch unbefruchtete Eier nehmen in feuchter Erde an Volumen zu, jedoch nur etwa im halben Ausmaß des befruchteten Eies, nämlich nach 10 Tagen bis auf 1,096 × 0,437 mm. Die Eier quellen durch Wasseraufnahme durch das Chorion.

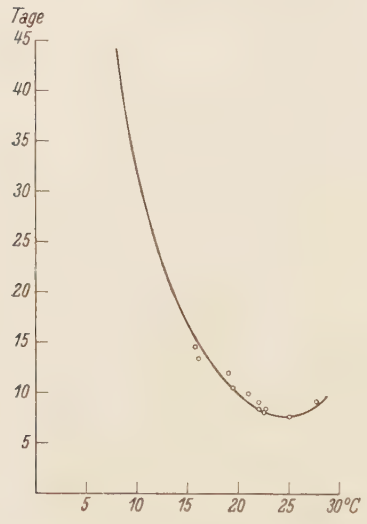

Abb. 12. Temperaturabhängigkeit der Embryonalentwicklung von *Tipula paludosa*.

Die Abhängigkeit der Embryonalentwicklung von *T. paludosa* von der Temperatur stellt Abb. 12 dar.

Über die Natur der Abhängigkeitsbeziehung zwischen der Entwicklungsdauer und der Temperatur ist viel diskutiert worden. Einerseits suchte man eine Gesetzmäßigkeit vermittels der VAN 'T HOFFschen R—G—T-Regel, der eine Exponentialfunktion entspricht; andererseits führte die Auswertung messender Beobachtungen in der Fischereibiologie und in der Entomologie zur Wärmesummenregel, die eine Hyperbel bestimmt. Häufig erfaßt weder die R—G—T-Regel noch die Wärmesummenbeziehung restlos alle Punkte einer Entwicklungskurve. JANISCH fand 1925 in Versuchen mit den Eiern der Mehlmotte *Ephestia kuehniella* ZELL., daß den beobachteten Entwicklungsdaten für alle Temperaturen eine kompliziertere Funktion entsprach, nämlich die der Kettenlinie. Sie ist die Summe zweier symmetrischer Exponentialfunktionen und hat die allgemeine Form $y = \frac{m}{2}(a^z + a^{-z})$. Sie gehört mathematisch zu den hyperbolischen Funktionen mit der Schreibweise $y = m \cdot \mathfrak{Cof}(z \cdot \log a)$. Sie hat das geforderte Minimum für $z = 0$, wie man leicht errechnen kann. Zwar besitzen die drei besprochenen Kurven in dem Bereich normaler Temperaturen, der »Behaglichkeitszone« (KROGH) einen sehr ähnlichen Verlauf. Jedoch scheint die Kettenlinie mit dem Gültigkeitsbereich für alle Temperaturen, insbesondere für die extremen, in ihrer mathematischen Gleichung auch das Wesen der Abhängigkeit erkennen zu lassen. Sie ist die Resultierende zweier Exponentiallinien

$v = a^z$ und $v_1 = a^{-z}$, d. h.:

bei jeder Temperatur drücken sich in den Summanden der entwicklungsfördernde und der -hemmende Faktor getrennt aus. Für $z = 0$, die kürzeste Entwicklung also, werden sie beide gleich groß, nämlich gleich 1, und man erhält die Zeit $y_{\min} = m$. Die Embryonalentwicklung läuft dann am schnellsten ab, wenn die Differenz zwischen entwicklungshemmendem und -förderndem Faktor (die beide temperaturabhängig sind) verschwindet.

Dann reagiert der Organismus optimal.

Da die Kettenlinie keine Asymptoten besitzt, sagt diese Kurve auch nichts aus über eine unendliche Entwicklungsdauer, d. h. über einen Entwicklungsstillstand. Nach Janisch geht auch in Mehlmotteneiern noch bei extrem hohen und extrem tiefen Temperaturen eine Entwicklung vor sich, jedoch sterben die Embryonen im Ei.

Mit meinen eigenen Versuchen zur Temperaturabhängigkeit der Eientwicklung von *T. paludosa* konnte ich die Kettenliniennatur der Beziehung bestätigen. Folgende biologisch definierte Punkte kommen als mathematische Bezugsgrößen bei der Aufstellung der Kettenfunktion in Betracht:

1. Die kürzeste Entwicklungsdauer m und die zugehörige Temperatur w. In dem allgemeinen Ausdruck $y = \frac{m}{2}(a^z + a^{-z})$ setzt man dann: $z = w - x$. Für $z = 0$ wird $x = w$, d. h. y nimmt bei $x = w$ den Wert m an. Die Funktion lautet also: $y = \frac{m}{2}(a^{w-x} + a^{-(w-x)})$.

2. Die Konstante a, die Basis der Exponentialsummanden, die auf die Steilheit der Kurve Einfluß hat.

Für große Exponenten wird $a^{-(w-x)}$ so klein, daß es vernachlässigt werden kann. Dann bleibt:

$$y_0 = \frac{m}{2} a^{w-x_0}, \text{ oder: } \log y_0 = (w - x_0) \log a + \log \frac{m}{2},$$

woraus sich ergibt:

$$\log a = \frac{1}{w - x_0}\left(\log y_0 - \log \frac{m}{2}\right).$$

Ich erhielt folgende Versuchsresultate:

Die kürzeste Entwicklung fand bei $w = 25{,}0°$ C in $m = 7{,}7$ Tagen statt. Ich konnte eine schlüpfende Junglarve beobachten. Bereits bei 27,7° C fand ich die Entwicklung um 1,5 Tage verzögert und beobachtete nach 9,2 Tagen wiederum eine Larve während des Schlüpfens. Drei andere waren schon frei. Bei dieser Temperatur fällt schon ein großer Teil der Eier aus. Ich fand dann in der Eischale am 10. Tage teils noch lebende fortgeschrittene Embryonen, teils auch solche mit ganz weichem Chitin, die am Anfang der Entwicklung abgestorben waren. Eier von den gleichen Weibchen, die bei 31,4° und bei 33,8° gehalten wurden, zeigten nach 14 Tagen auch nicht die Spur einer begonnenen Embryonalentwicklung; sie waren tot, jedoch zeigten sie eine viel bedeutendere Volumzunahme als unbefruchtete Eier erfahren.

Die Konstante a berechnet sich mit Hilfe des Wertepaares $y_0 =$ Zeit $=$ 13,5 Tage und $x_0 =$ Temperatur $= 15{,}9°$ C zu $a = 1{,}15$. Bei Verwendung dieses Wertes wird $w - x_0 = 9{,}1$. Diese Zahl ist zur Rechnung noch ziemlich ungünstig klein, jedoch standen mir tiefere Versuchstemperaturen nicht zur Verfügung.

Dennoch stimmen die Versuchsdaten mit dem Kurvenverlauf hinlänglich überein, wenn auch für die Behaglichkeitszone allein die Wärmesummenkurve ihnen angemessener wäre. Dafür versagt die Hyperbel für $y = T > 25°$ C.

Ich erhielt folgende experimentelle Werte:

y (Zeit in Tagen)	x (Temperatur, °C)	Errechnet (Tage)
9,2	27,7	8,3
7,7	25,0	7,7 (m)
8,1	22,5	
8,4	22,0	8,4
9,0	22,2	
9,9	21,3	
10,5	19,5	10,1
12,0	19,3	
13,5	15,9	13,5
14,5	15,2	
8,4	22,7	

Aus den Eiern der Herbstschnake (*T. czizeki*) schlüpfen die Junglarven erst im April. Die Eier machen also im Freien eine Winterruhe durch. Diese ist jedoch nicht endogen und obligatorisch, vielmehr läuft die Embryonalentwicklung auch bei dieser Art gleich im Anschluß an die Eiablage ab, wenn die Temperaturen hoch genug liegen. Ich erhielt bei $T_1 = 18{,}5°$ C nach $t_1 = 25$ Tagen und bei $T_2 = 21{,}9°$ C nach $t_2 = 20$ Tagen die Junglarven. Diesen Werten entspricht ein hoher Entwicklungsnullpunkt $k = 7.5°$ C. Hierin liegt es begründet, daß sich die Eier der Herbstschnake im Freiland nicht mehr im Herbst entwickeln, denn sie werden frühestens in der ersten Oktoberhälfte gelegt, und weder in diesem Monat noch im November herrschen Temperaturbedingungen, die eine Entwicklungsdauer unter 4 Wochen hervorbringen könnten.

Die durchschnittlichen Temperaturen der Monate Oktober bis März waren (nach Thermohygrograph der Hauptstelle für Pflanzenschutz Potsdam) in Burg (Sprw.) in 2 m Höhe über dem Boden:

Monat:	Okt. 35	Nov.	Dez.	Jan. 36	Febr.	März
Temp.:	11,0°	5,6°	2,9°	2,0°	2,2°	6,0°

Da ich für die Eier von *T. czizeki* nur über wenige Entwicklungsdauerwerte verfüge, ist die (künstliche) Embryonalentwicklung gleich anschließend an die Ablage der Eier nach der Wärmesummenregel dargestellt (Abb. 13). Die Kurve unterscheidet sich nennenswert von der entsprechenden bei *T. paludosa*. Besonders wichtig ist der um nahezu 4° höherliegende Entwicklungsnullpunkt.

Die Eier überwintern und schlüpfen im zeitigen Frühjahr. Es ist denkbar, daß die Überwinterung die Wärmeschwelle für das Entwicklungsgeschehen herabgesetzt hat, so daß es dann schon durch geringe Temperaturerhöhungen ausgelöst wird.

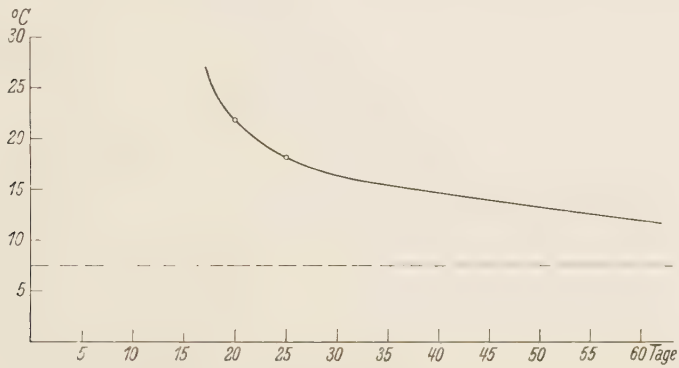

Abb. 13. Temperaturabhängigkeit der Embryonalentwicklung von *Tipula czizeki* im Anschluß an die Eiablage.

Die Eier von *T. czizeki* messen unmittelbar vor der Ablage 0,976 × 0,364 mm, vor dem Ausschlüpfen der Junglarven dagegen 1,025 × 0,453 mm. Die Eier von *T. oleracea* haben Maß und Aussehen wie die von *T. czizeki* (DE JONG 1925).

Der Embryo liegt gerade im Ei, wie es dessen längliche Form verlangt. Er ist kontrahiert. Die Mykropyle liegt auf der Ventralseite des Embryos. Das Chorion reißt beim Schlüpfen des Tieres in der Sagittalebene dorsal vom Kopfpol bis an die Eimitte auf (Abb. 14). Der den Befestigungsfaden tragende Pol an den Eiern von *T. czizeki* bildet immer das Hinterende und liegt der Bruchfurche gegenüber. Die Junglarve befreit unter Drehen und Winden ihr Hinterende. Sie schlägt dabei ihre Mandibeln in festliegende Erdkrümel ein. Der Schlüpfakt dauert 5—7 Minuten, wenn die Eischale auf rauhem Untergrunde oder in Erde festliegt. Besondere Eisprenger sind nicht vorhanden.

Abb. 14. *Tipula paludosa*, aus dem Ei schlüpfende Junglarve. 23 : 1.

VI. Biologie und Morphologie der Larven.

1. Die Junglarven.

Die Junglarven von *Tipula paludosa* sind bisher dreimal gezüchtet worden. GERBIG (1913) studierte ausschließlich ihre Respirationsorgane, RENNIE (1917) gab eine Beschreibung und auch eine (allerdings ungenaue) Abbildung. DE JONG (1925) gelang die Züchtung aller Stadien der Sumpf- und der Herbstschnake. Auf die Organisation und die Lebensweise der Junglarven geht er nicht näher ein.

Die aus dem Ei schlüpfende Larve ist bei *T. paludosa* und auch bei *T. czizeki* eine 2,6—2,8 mm lange gelblichweiße Made. Artunterschiede sind nicht erkennbar. Beide Larvensorten sind daher im folgenden gemeinsam behandelt.

Abgesehen von ihrer Körpergröße besitzt die Junglarve eine Reihe von Merkmalen, die sie von den älteren Stadien unterscheiden und die bei der ersten Häutung verschwinden, nämlich an der Kopfkapsel, in der Beborstung der Körpercuticula und — am auffälligsten — am Analsegment, das die Stigmen trägt. Während an der Kopfkapsel der Altlarve die Präfrons in der dorsalen Medianlinie erst im letzten Drittel als Muskelansatzbalken frei nach hinten ragt (Abb. 20), verlaufen bei

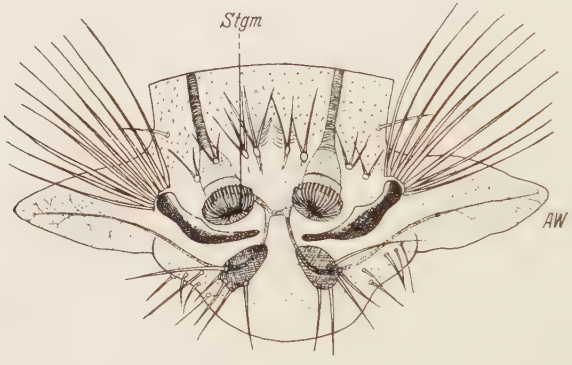

Abb. 15. *Tipula paludosa*, Stigmenfeld der Junglarve. Nach einem mikroskopischen Präparat. 85 : 1. *AW* Afterwulst, *Stgm* Stigma.

der Junglarve die Internolateralsuturen zu beiden Seiten der Präfrons bis in die Mitte der Kopfkapsel. Auch ist die junglarvale Präfrons stumpfer.

Die Junglarve besitzt ferner an Stelle der Antennen der Altlarve nur kurze (0,02 mm lange) helle Chitinkegel. Das Chitinskelett des Labrums ist bei der jungen Larve einfacher. Auch die Plastik - nicht die Funktion - der übrigen Mundteile weist bei näherer Betrachtung Unterschiede auf. An der Junglarve kann man, ebenso wie an der Altlarve, 11 Segmente unterscheiden. In jedem Körperring ist vor dem hinteren Drittel ein intersegmentaler Chitinring ausgebildet. Die dorsalen und ventralen Kriechbüschel aller älteren Stadien sind noch nicht entwickelt. Der Prothorax besitzt keine laterale Borsten, und am Analsegment sind sie heraufgerückt (Abb. 15) und stehen jederseits einzeln. Im ganzen sind neun Paare seitlicher Borsten sichtbar. Rennies Angaben - 13 Borstenbüschel (tufts) — konnte ich nicht bestätigen. Ferner finden sich auf der ganzen Cuticula mit Ausnahme

der Analpapillen und der Mitte des Stigmenfeldes unzählige winzige drei- oder vierzackige Chitinspitzchen (Häutungshärchen), die in Querringen angeordnet sind. Die augenfälligste Verschiedenheit des ersten Larvenstadiums gegenüber den älteren liegt in der Beschaffenheit des Analfeldes. Die bei den älteren Tipulidenlarven die Stigmen umgebenden charakteristischen Papillen (Abb. 17) sind bei den Junglarven noch nicht vorhanden (Abb. 15). Lediglich die wulstförmigen Fortsätze zu beiden Seiten des Afters (*AW*) finden sich bereits vor. Das Stigmenfeld der Junglarve wird dorsal eingefaßt von sechs Borstengruppen. Ventral von den Stigmen (*Stgm*) sind zwei sichelförmige, tiefschwarze Chitinplatten der Körpercuticula eingefügt. Diese Bildungen sind schon 1 Tag vor dem Schlüpfen der Larve vollständig ausgeprägt und ausgefärbt, während z. B. die Kopfkapsel noch während des Schlüpfens hellbraun und weich ist. Von dem handartig verbreiterten Ende dieser Chitinverstrebung unterhalb der Stigmen entspringen jederseits 10—12 glatte Borsten von 0,18 mm Länge.

Ventral von den schwarzen Chitinleisten sind zwei weitere symmetrische Integumentversteifungen ausgebildet, deren Chitin bräunlich und von maschiger Struktur ist. Am unteren Rand jeder Platte stehen fünf Borsten auf hellem Insertionsfeld, dazu kommen einige weitere zu beiden Seiten des Analkegels. Im ersten Larvenstadium sind die Stigmen papillenförmig über die Umgebung erhoben (Abb. 15), im Gegensatz zur Altlarve, bei der sie in die Ebene der Körperhaut zurückgesunken sind (Abb. 17). In der Mitte des Junglarvenstigmas ist der querstehende Stigmenspalt als schmaler Schlitz kenntlich. Bei der Altlarve ist der Spalt S-förmig und erst nach Mazeration sichtbar (Gerbig), was Anlaß gab, den völligen Verschluß des Stigmas zu vermuten. Jung- und Altlarven vermögen die Stigmen einzuziehen, indem sie ein median zwischen den Stigmen ansetzendes Längsmuskelpaar kontrahieren. Dabei neigen sich die Stigmen in der Sagittalebene zusammen und treten bei Nachlassen des Muskelzuges durch den Blutdruck in ihre normale Lage zurück. Bereits Gerbig erwähnt die reiche Tracheenversorgung der Afterwülste, die dadurch als Tracheenkiemenrudimente gekennzeichnet sind. Bei den Larven von *T. maxima*, *T. lateralis*, *Poecilostola*, *Limnophila* u. a. wasserlebenden Verwandten sind diese Anhänge lang und stehen im Dienste der Atmung. Vielleicht ist in der äußeren Morphologie der Junglarve bei den Wiesenschnaken ein palingenetisches Residuum der Larvenentwicklung zu erblicken, während die älteren Stadien dem Leben im Erdreich angepaßt sind. Bei den in der Erde lebenden Formen hat der anale Borstenkranz seine

Bedeutung verloren. Schon bei 5 Tage alten Tieren findet man die zarten Chitinstrahlen häufig weggeschliffen oder abgebrochen. — Die inneren Bauverhältnisse der durchsichtigen Junglarven gleichen in allem denen älterer Stadien. Die einzelnen Organe sind in den folgenden Abschnitten behandelt. Auch die reiz- und reflexbiologischen Eigentümlichkeiten unterscheiden sich nicht von denen der Altlarven.

a) Ernährung und Fraß der Junglarven.

Die Junglarven beginnen sofort nach dem Schlüpfen zu fressen, wie bereits Rennie und de Jong beobachtet haben. 12 Stunden nach dem Ausschlüpfen lassen sich im Darm je nach dem Aufenthaltsort Erdpartikel, Wurzelgewebe oder *Sphagnum*-Bruchstücke nachweisen. Es scheint also, als liege keine postembryonale Dotterernährung vor. Dennoch können die aus dem Ei geschlüpften Junglarven bei 25° C in feuchter Kammer länger als 1 Woche hungern. Bei näherer Betrachtung erweisen sich Mitteldarm und Enddarm angefüllt mit zahllosen Fetttröpfchen, die allmählich verschwinden. Offenbar dient die von der Junglarve aufgenommene Kost zunächst nicht der Ernährung, sondern anderen Zwecken. Auf diese mit der Verdauungssymbiose zusammenhängenden Fragen komme ich im folgenden noch eingehender zurück. — Die Junglarven fressen hauptsächlich erdige · tote und lebende · Pflanzenteile, jedoch gehen sie auch schon in den ersten Tagen an oberirdisches grünes Gewebe. An keimender Gerste z. B. fressen sie die Coleoptile an, dann auch die hervorbrechenden Blätter. Schon nach 5 Tagen besteht das Schadbild in zahlreichen kleinen schartigen Fraßfenstern und Randzacken, und sie können weiterhin das Primärblatt so schädigen, daß es kümmert und dafür das zweite Laubblatt beschleunigt entwickelt wird (Abb. 16). Die jungen Tiere erreichen die Blätter, indem sie an der taufeuchten Pflanze emporkriechen. Die Larven des ersten Stadiums schlüpfen dicht unter der Erde aus dem Ei und halten sich während der ersten Wochen auf der Oberfläche und dicht unter dem Rasen auf. Vielleicht hängt es mit ihrer für das Kriechen im Boden noch nicht spezialisierten Hautbeborstung und mit der Ausbildung der langen Borsten des Analendes zusammen, daß sie noch nicht ausgiebig im Boden wühlen wie die älteren Stadien. Wenn nur die Erdoberfläche feucht genug ist, findet man sie auch am Tage zahlreich oben. Ihr Darminhalt gibt ihnen die Farbe des Bodens und macht die kleinen Maden unauffindbar. Auf Anhauchen jedoch antworten sie mit Schleuderbewegungen und verraten sich. Für die älteren Larvenstadien reicht die Adhäsion der Taufeuchtigkeit nicht mehr aus, um

ihnen das Klettern an den Grasstengeln zu ermöglichen. Diese fressen oberirdische Pflanzenteile dann vom Erdboden aus an. Für die Junglarven ist der oberflächliche Aufenthalt charakteristisch. Ich beobachtete das an im Freien stehenden Zuchten mit demselben Boden, den die älteren Stadien kaum verließen. Die oberirdischen Fraßgewohnheiten zusammen mit der physiologisch notwendigen Aufnahme erdiger Kost stempeln schon die Junglarve zum Schädling. Allerdings wird der Schaden noch nicht praktisch ins Gewicht fallen. Er trifft (von der zweiten Augusthälfte bis Ende September) auf Grünland den Nachschnitt. Auf Dreeschland allerdings können die Larven den Keimpflanzen des Wintergetreides durch Wurzel- und Blattfraß schon fühlbaren Abbruch tun.

Abb. 16. *Tipula paludosa*, Junglarvenfraß an den Blättern junger Gerstepflanzen. Natürliche Größe.

Die oberflächliche Lebensweise der Junglarven ermöglicht eine Bekämpfung, die weit rationeller ist als Heilungsversuche am akuten Fraßschaden im Frühjahr, und die das Übel an der Wurzel trifft. Die große Vernichtungsziffer der Wiesenschnakenjunglarven ist mit auf den Aufenthalt in den obersten Schichten des Bodens zurückzuführen. Da das Weibchen bei der Eiablage wenig kritisch verfährt und die Eier sowohl in den Rasen als auch in feuchte Erde (z. B. von Maulwurfshaufen) legt, kann trockene Witterung, vornehmlich auf neuangesäten Wiesen, Tausende junger Larven leicht vernichten. Ein feuchter Herbst befördert dagegen eine *Tipula*-Kalamität (Schnauer 1930), wenn die anderen Lebensbedingungen erfüllt sind.

b) Das Wachstum der Junglarven.

Die Junglarven von *T. paludosa*, die unmittelbar nach dem Schlüpfen 2,6—2,8 mm messen, wachsen schnell heran. Nach 6 Tagen haben

sie schon 3,8–4,0 mm erreicht, nach 8 Tagen 4,2—4,3 mm, nach 12 Tagen findet man schon über 5 mm lange Tiere (17,4° C in humusreichem Boden). Bei etwa 18° C Bodentemperatur dauerte das erste Stadium 20 Tage. Kurz vor der ersten Häutung stehende Larven messen 5,7 bis 6,0 mm und haben einen Durchmesser von 0,7 mm. Von den Anal- und Segmentalborsten stehen dann nur noch Stümpfe. Mit der ersten Häutung erhält die Larve die vollkommene Ausprägung des »Ämels«, und seine sechs Analpapillen (Abb. 17) zeichnen sich schon während der letzten Tage des Junglarvenstadiums ab, indem sie die alte Cuticula in der Umgebung der Stigmen höckerförmig emporwölben.

2. Die älteren Stadien (allgemeines Verhalten).

Es gibt »in der Tat keinen Feld-, Wiesen- und Weidengrund von genügender Feuchtigkeit, wo man die Larven der Wiesenschnaken nicht nach längerem oder kürzerem Suchen findet« (Bodenheimer 1923). Ähnlich äußert sich Rennie (1917). Eine Anzahl von Tieren gehört zum normalen Bestand einer Wiesengrundfauna. Die Larven lassen sich durch Besprengen der Wiesennarbe mit Benzin an die Oberfläche treiben. Zwölf Gießproben am 22. Mai 1935 auf teils ursprünglichen, teils umgebrochenen und neu angesäten Wiesenflächen der Gemarkungen Lübben, Buckoitze, Wußwergk, Alt-Zauche (Nordspreewald) ergaben, daß sich dort durchschnittlich zehn Wiesenschnakenlarven auf 1 qm fanden. Eine solche Verteilungsdichte ist von der Grenze der Schädlichkeit noch weit entfernt. Durch ihre Wühltätigkeit im Boden und auch durch ihren Fraß, der den Pflanzenbestand in mäßiger Weise lichtet, stellen sie sich bei spärlicher Besiedlung geradezu unter die Nützlinge. Nur bei Massenvermehrung unter günstigen Bedingungen treten die Larven schädlich auf. Auf gutem Grünland ernährt 1 qm Fläche noch 100 Larven ohne großen Schaden; in Getreidesaaten, Gemüsebeeten und Gartenkulturen ist dagegen oft schon die halbe Anzahl und noch weniger verderblich.

Von äußeren Faktoren, die eine *Tipula*-Gradation befördern, kommt vor allem feuchte Witterung im Spätsommer in Betracht. Man findet bei hinreichender Feuchtigkeit Junglarven tags und nachts auf der Bodenoberfläche vor; kurz vor der ersten Häutung aber sah ich vereinzelte Tiere auch schon 10 cm tief. Mit dem Beginn des zweiten Stadiums verschwinden sie im Rasen und sind Witterungseinflüssen dann nur noch wenig ausgesetzt. Alle mir bekannt gewordenen Befallsflächen waren reichlich von Gräben, Waldrändern usw. umgeben, so daß gerade in der kritischen Periode hinreichende Feuchtigkeit verfügbar war. Der Wiesengrund selbst braucht gar nicht ausgesprochen feucht zu sein, die älteren Stadien gedeihen in jedem beliebigen Rasen.

Der Einfluß der Kulturform einer befallenen Fläche (Weide- oder Ackerland) auf die Entwicklung einer Gradation richtet sich im wesentlichen nach der Beschaffenheit der oberflächlichen Schichten während der Embryonalentwicklung und des Junglarvenstadiums. Gepflügtes Ackerland wird in den meisten Fällen jeden Befall ausschließen, da die Junglarven zu leicht austrocknen. Bewässertes Gartenland oder auch Dreeschland bieten günstigere Bedingungen. Ebenso wandelt sich die Frage nach der Abhängigkeit des Larvenauftretens von der Dichte des Grasbestandes um in die Frage nach der Taubefeuchtung, Beregnung und Wasserkapazität im einzelnen Fall während der jungen Entwicklungsstadien. Die physikalisch-chemische Beschaffenheit eines Bodens hat geringen Einfluß auf das Larvenvorkommen. Nutzwiesen sind meist schwach sauer. Ich fand auf einer Befallsfläche pH = 5,4. Unmittelbar aus dieser Erde konnte ich Sumpfschnakenlarven nach der 3. Häutung in einen mit Ätzkalk behandelten Boden von pH = 8,5 übertragen. Sie verpuppten sich darin normal. Die Eier von *T. czizeki* schlüpfen in alkalischem Boden. Ätzkalk ist demnach kein geeignetes direktes Bekämpfungsmittel. Befallsböden müssen humushaltig sein. In reinem — auch feuchtem — Kieselsand können die Larven nicht bohren. Es ist bekannt, daß auf einem neu in Kultur genommenen Moorland eine *Tipula*-Kalamität fast mit Sicherheit zu erwarten ist und meist nach 2—3 Jahren abklingt. Hier erlaubt das Fehlen eines biologischen Gleichgewichts innerhalb der noch nicht eingespielten Biocönose besonders leicht eine Massenvermehrung. Aber auch auf altem Land mit konstanter tierischer Bodenbesiedlung treten Gradationen auf, wenn günstige klimatische Faktoren und mangelhafte Dezimierung der enormen Nachkommenproduktion zusammentreffen.

Zu den Feinden der Larven rechnen Maulwurf, Stare, Störche, Saatkrähen, Kiebitze, Hausgeflügel (Theobald 1903), aber diese Tiere vermögen, wie überall, einen einmal wuchernden Zweig der Biocönose nicht zu reduzieren, so daß direkte Bekämpfungsmaßnahmen nötig sind. Über diese wird in einer besonderen Arbeit berichtet.

Als Parasit der Tipulidenlarven hat Rennie die Larve der Tachinide *Bucentes geniculata* de G. bekanntgemacht. Er fand 26% der untersuchten Wiesenschnakenlarven befallen. Ich besitze keine Beobachtungen hierüber. Die biologische Bekämpfung der Tipulidenlarven mittels dieser Fliegen hält de Jong für wenig aussichtsreich. del Guercio (1911) und Rennie (1923) haben auch eine Bakteriose bei den Larven gefunden, die gelegentlich Einfluß auf die Befallsziffer haben mag. Mir ist das Krankheitsbild nicht vorgekommen. Auch eine *Mermis*-Art (*Agamomermis tipulae* Rennie) wurde als Larvenparasit beschrieben (Rennie 1924).

Bei der ersten Häutung verliert die Junglarve — wie erwähnt — ihre Besonderheiten und erhält das bekannte Aussehen des Ämels. Das zweite Stadium und die beiden folgenden Zustände sind nur nach ihrer Größe unterscheidbar. Mundteile, Kopfkapsel und Hautbeborstung sind endgültig in ihrer Form ausgeprägt. Auffällig ist, daß die Larve

bei der ersten Häutung ihre Antennen freilegt, die dann gleich 0,12 mm lang sind, während die Sinnesspitzchen der Junglarve nur 0,02 mm messen. Die langen analen Borstenanhänge verschwinden, die Stigmen am verschmolzenen 8. und 9. Abdominalsegment sinken in das Niveau der Körperhaut zurück, und das die Atemlöcher tragende Feld wird von sechs Papillen umgeben (Abb. 17), die auf der Spitze kurze Sinnesborsten tragen. Die Analwülste bleiben wie bei der Junglarve bestehen und sind reich mit Tracheen versorgt. Vielleicht dienen sie als akzessorische Atemorgane. In der Mitte des Stigmenfleckes erkennt man zwei kleine Chitinplatten, die Ansatzfläche zweier Längsmuskeln zur medianen Einfaltung des Feldes. Im mittleren

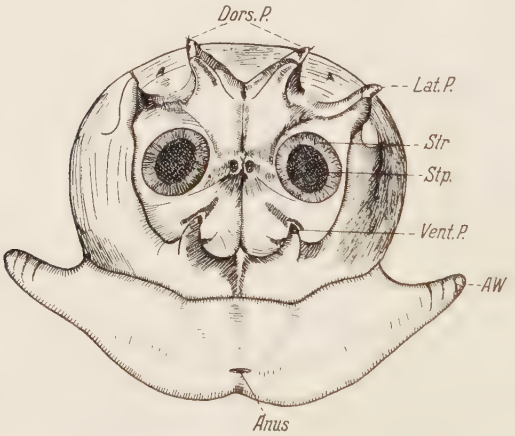

Abb. 17. *Tipula paludosa*, Stigmenfeld einer erwachsenen Larve. 14:1. *Dors. P.* Dorsale Papillen, *Lat. P.* Laterale Papillen, *Vent. P.* Ventrale Papillen, *AW* Afterwulst, *Stp* Stigmenplatte, *Str* Stigmenring.

Abb. 18. *Tipula paludosa*, Erwachsene Larve. 3,5 : 1.

dunkel chitinisierten Kreis jedes Stigmas liegt der Stigmenspalt (Gerbig 1913), der jedoch nur nach Mazeration sichtbar wird. Der umgebende Kreisring weist radiär verlaufende Stützrippen für die Stigmenmembran auf. Die Larve ist fußlos, walzenförmig, vorn und hinten ein wenig dünner als in der Mitte (Abb. 18). Die Seiten treten nur als seichte Leisten vor, bei fixierten Tieren gar nicht. Das Integument ist farblos. Der durchscheinende Darm und die anhaftenden Erdpartikel geben den Larven bald eine schwärzliche, bald graubräunliche Tönung. Die Made ist eucephal, prognath. Sie kann ihre Kopfkapsel vollkommen einziehen. Auf Nahrungssuche schiebt sie diese bis an den Hinterrand des Labrums

vor. Die Antennen sind ungegliedert und nicht aktiv beweglich. Die Segmentgrenzen sind äußerlich kaum zu unterscheiden. Man findet drei Thorakal- und acht Abdominalsegmente, deren letztes, stigmentragendes, das Verschmelzungsprodukt zweier Hinterleibsringe sein soll. Den Prothorax umzieht ein undeutlicher Hautwall. Jedes Segment weist einen intersegmentalen Chitinring auf, der äußerlich ebenfalls nicht kenntlich wird, jedoch als Muskelansatz dient.

Eine Unterscheidung der Wiesenschnakenlarven ist mehrfach vergeblich versucht worden. Auch DE JONG fand sie unmöglich trotz sorgfältig geschiedenen Zuchtmaterials und ließ die Formen als »Larven der *T. oleracea*-Gruppe« stehen. In der Tat versagen alle Merkmale Beborstung des Integuments, Beschaffenheit der Kopfkapsel, der Mundteile, des Stigmenfeldes — vollständig zur Aufstellung eines Unterscheidungsschemas. Die Beborstung der Haut ist spärlich. Alle Segmente mit Ausnahme des Prothorax haben dorsal und ventral ein steifes kurzes Borstenbüschel kurz hinter dem intersegmentalen Chitinring. Außerdem umgibt ein Borstenkranz kurz vor dem Hinterrand jedes Segmentes den Körper. Als Arterkennungsmerkmal ist die Borstenverteilung nicht geeignet, da erstens keine Unterschiede vorhanden sind und zweitens sich die Borsten bei den erdwühlenden Tieren so abnutzen, daß in manchen Fällen nicht einmal mehr Stümpfe zu erkennen sind. Die Larven von *T. czizeki* haben im allgemeinen etwas kräftigere Borsten als die von *T. paludosa*, jedoch reicht der Unterschied nicht zur Diagnose. Auch in der inneren Anatomie sind mir an den Larven der drei schädlichen Schnakenarten keine Unterschiede aufgefallen. Bei der Geringfügigkeit der Unterschiede der Imagines ist die morphologische Übereinstimmung ihrer Larven nicht verwunderlich, zumal sie im völlig gleichen Biotop — vergesellschaftet — anzutreffen sind und gleiche Nahrung haben. Da ich aus Larvenmaterial von elf verschiedenen Herkunftsorten keine einzige Imago von *T. oleracea* züchten konnte, ist es höchstwahrscheinlich, daß diese Art als Schädling nicht in Betracht kommt. Dagegen ist schädliches Autreten der *T. paludosa* seit langem bekannt, und für *T. czizeki* konnte ich es in drei Fällen feststellen.

Die Larven von *T. paludosa* und *T. czizeki* lassen sich durch ihren Entwicklungszustand zu bestimmter Zeit unterscheiden. Die Größendifferenz beider Larvensorten beruht auf der verschieden langen Eientwicklung und der Fraßzeit. Die Eier von *T. paludosa* entwickeln sich gleich nach der Ablage. Die Junglarven schlüpfen schon im August und September. Vor dem Winter häuten sich diese Larven noch zwei-

mal, ja in manchen Fällen sogar dreimal, überwintern demgemäß meist im dritten, seltener im vierten (letzten) Stadium. Auf alle Fälle messen sie mindestens schon 16—20 mm, wenn die Junglarven von *T. czizeki* aus dem Ei schlüpfen (Mitte April). Obwohl die Larven dieser Art dann ihre Entwicklung schnell durchlaufen, bleibt ein Größenunterschied bestehen. Wiesenschnakenlarven, die man vor Mitte April findet, gehören also zu *T. paludosa*. Wiesenschnakenjunglarven, die man in der zweiten Aprilhälfte antrifft, gehören zur Herbstschnake (*T. czizeki*). Während die Larven der Sumpfschnake 4.0 cm Länge erreichen können (Anfang August), bringen es die der Herbstschnake nicht über 3,0 cm (zweite Septemberhälfte). Die Häutungszustände einer Larvenart mit Ausnahme des Junglarvenstadiums unterscheiden sich nicht morphologisch. Sie können nicht anders als nach ihren Kopfkapselmaßen auseinandergehalten werden.

Im einzelnen ergaben sich folgende Werte bei Freilandtemperatur:

Häutung	Zeit der Häutung	Länge der Larve (mm)	Länge der K.-Kapsel (mm)	Breite der K.-Kapsel (mm)
	T. paludosa (Eier schlüpfen Ende VIII bis Anfang IX)			
1	Ende IX bis Mitte X	5,7—6,0	0,80	0,45
2	Anfang XI bis Anfang XII	10,8	1,2	0,8
3	Ende III bis Anfang IV	21—22	2,25	1,74
Verpuppung	Anfang VIII bis Anfang IX	bis 40	3,2	2,15
	T. czizeki (Eier schlüpfen Mitte IV bis Anfang V			
1	Ende V	5,5	0,62	0,47
2	Ende VI	9—10	1,12	0,8
3	Ende VI bis Ende VII	18—20	2,0	1,18
Verpuppung	Anfang IX bis Mitte X	bis 30	3,0	2,0

Diese Angaben stimmen mit denen DE JONGS bis auf unwesentliche Abweichungen überein. Für *T. oleracea* fand dieser Untersucher, daß aus den Eiern der Spätsommergeneration Ende September die Junglarven schlüpfen. Die Kohlschnakenlarven überwintern im 3. oder letzten Stadium. Im Mai fliegt bereits die Frühjahrsgeneration. Deren Eier entwickeln sich bis Anfang Juni, die Sommerlarven durchlaufen dann bis zum September ihren Entwicklungszyklus. Es sind zwei Generationen vorhanden.

Sind auf einer befallenen Fläche die Larven von *T. paludosa* und *T. czizeki* vergesellschaftet, so fallen die der Herbstschnake stets als die kleineren auf. Ein Auftreten von *T. czizeki* allein ist mir nicht begegnet. Kommt es dennoch vor, so ist obige Maßtabelle nur bedingt brauchbar, denn auch die Larven von *T. paludosa* können z. B. bei starkem Gregarinenbefall kümmern und ausgewachsen noch unter 3 cm lang bleiben. — Die Larven von *T. paludosa* und auch *T. czizeki* machen drei Häutungen durch, wie ich übereinstimmend mit DE JONG feststellen konnte, der diese Häutungszahl noch für *T. oleracea* mitteilt. Bis kurz vor dem Abstreifen der Cuticula kriechen die Larven umher. Nur die Schwärzung der Afterpapillen und der Haut des Prothorakalsegmentes deutet auf die bevorstehende Häutung. Die Larve zieht die neue Kopfkapsel aus der unversehrten alten heraus und streift die Haut bei ihren Kriechbewegungen über das Analsegment ab. Schon vor Beendigung der Häutung beginnen die Larven heftig zu fressen. Auch die Exuvie wird verzehrt, wie ich beobachten konnte. Eine normal ablaufende Häutung dauert 30—40 Minuten bei Zimmertemperatur.

Das Wachstum der Larven vollzieht sich sprungweise im Anschluß an die Häutungen. Die Tiere erreichen bald eine bestimmte Körperlänge, die sie bis zum Eintritt der nächsten Häutung beibehalten. So findet man die älteren Junglarven von *T. paludosa*, 6 mm lang und 0,7 mm dick, und 6—7 Stunden nach der ersten Häutung sind sie schon auf 6,9 mm gestreckt bei 1,1 mm Durchmesser. Als besonders auffallend erwähnt bereits DE JONG (1925), »daß die *Paludosa*-Larven nach der letzten Häutung noch einige Monate (April bis August) leben, ohne sich zu verpuppen; im Juli findet man sie noch in voller Fraßtätigkeit. Bemerkenswert ist, daß die Larven während dieses Stadiums stetig gelber werden, was offenbar mit dem Aufbau des Fettkörpers in Zusammenhang steht«.

Die Larven von *T. paludosa* überwintern in ihren Gängen. Besondere »kleine Erdzellen«, — wie RENNIE und BODENHEIMER meinen — bereiten sie sich nicht. Wenn es die Temperatur erlaubt, fressen sie auch im Winter. Die Nahrungsaufnahme dürfte dann von der Aufschließung der gefressenen Kost im Blindsack des Enddarms durch symbiontische Mikroorganismen (siehe S. 531) abhängen.

Der Gefahr des Erfrierens sind die Larven kaum ausgesetzt. Ich konnte KIRBYS Beobachtungen (1824) bestätigen, daß total gefrorene Larven sich wieder erholen. Sie sind nicht nur widerstandsfähig gegen Gefriertemperaturen, sondern auch gegen schnellen Temperaturwechsel.

Wiederholtes Erwärmen und Abkühlen bleiben ohne Folgen. Zwei in unterkühlter Eismischung (-6° C) 45 Minuten hindurch gehaltene Larven, deren Leibeshöhlenflüssigkeit gefroren war, zeigten sich nach 12 Minuten wieder normal beweglich und reizbar. Steif gefrorene Larven aus Winterzuchten erholen sich nach kurzer Zeit bei Tautemperaturen. *T. czizeki* überwintert im Eistadium.

3. Fraßtätigkeit und Schadbild.

Der Schaden, den die Wiesenschnakenlarven anrichten, richtet sich hauptsächlich nach der Befallsziffer. Verschiedenheiten der Fraßzeitdauer zwischen den einzelnen Arten fallen weniger ins Gewicht. Eine Übersicht über die geographische Verteilung von Ämelschäden geben Bodenheimer (1923) und de Jong (1925), für Deutschland Schnauer (1930). Ich kann de Jong zustimmen, der gegenüber Bodenheimer und älteren Autoren betont, daß die Larven typische Pflanzenfresser seien und nicht vornehmlich Erdfresser, die nur gelegentlich oder nebenher an Pflanzenteile gehen. Stets fand ich in Zuchten die frischen Pflanzen beschädigt. Die Larven lassen sich auch mit humöser Erde allein lange halten, aber nicht über alle Stadien bringen. Man kann ihre Fraßbedingungen folgendermaßen umschreiben: Notwendig und hinreichend für die normale Ernährung der Larven ist die Aufnahme lebender Pflanzenkost zusammen mit erdigen Bestandteilen. Tiere ohne lebende Pflanzennahrung kümmern, und erdlos ernährte Larven überstehen nicht zwei Häutungsperioden.

Die Larven der Wiesenschnaken fressen sowohl frische Pflanzenteile als auch verwesende Reste. Im Freiland und in der Zucht schädigen sie stets an Wurzeln und auch an oberirdischen Organen. Sie gehen an alle Kulturpflanzen, sowohl an Getreide wie Futterpflanzen, Leguminosen, Hackfrüchte, Gemüse und Nutzpflanzen aller Art, z. B an Flachs (gerade im Sommer 1935 im Kreis Landsberg a. W.), an Tabak, Hopfen und Raps, ferner z. B. an Dahlien (de Jong), *Taraxacum*, *Bellis perennis*. Auf Grünland greifen sie zuerst die wertvollen Futtergräser (z. B. das Rohrglanzgras *Phalaris arundinacea*, Burg, Sprw.) und Kleearten an, so daß die unversehrten Unkräuter (Agrostis- und Plantagoarten) überhand nehmen. Die Larven sind in erster Linie Wurzelfresser. Hungrige Tiere fallen in erdlosen Zuchten zuerst immer über diese her. Bald darauf aber fressen sie auch an den oberirdischen Teilen, und an Keimlingen übt die eiweißreiche Sproßachse eine besondere Anziehung, erst in zweiter Linie die Blätter, die von älteren Larven bei oberirdischen Fraß vom Rande aus zerstört werden können. »Vielfach welken die Pflanzen, knicken um . . . oder liegen gar als »Abbisse« (Abbißstücke) umher. Das Kümmern, Umfallen und Eingehen der Pflanzen erfolgt häufig fleckenweise und nimmt von den Rändern her an Ausdehnung zu« (Flugblatt Nr. 75 d. B. R.-A.).

Während die Junglarven an taufeuchten Blättern emporkriechen können und schartige Löcher nagen (Abb. 16), vermögen kräftigere Stadien von ihrem Bohrgang aus die oberirdischen Teile zu erreichen, indem sie Grasblätter und Stengel häufig an der Basis abkneifen oder auch nur umbiegen und in ihren Gang ziehen (Abb. 19). Hier fressen sie weiter. Die Tipulidenlarven schädigen die Pflanzen also sowohl an der Wurzel als auch an den Blättern und am Sproß. Die Larven sind

Abb. 19. Gerstekeimlinge aus einem Versuch mit von Aemeln durchnagter Sproßachse und abgefressenen Wurzeln. Die Larve ist aus ihrem Gang entfernt. Das hineingezogene zerbissene Primärblatt der Pflanze ist darin sichtbar.

keine Nahrungsspezialisten, und ihr Fraß- und Befallsbild ist keineswegs so einheitlich, daß eine feste Beschreibung allen Fällen genügen könnte. Sie gleichen sich den jeweiligen Bedingungen an und ändern ihr Verhalten nach Bedarf. Hierin liegen Fehlerquellen für die biologische Beobachtung, und vor allem erschwert sich dadurch die praktische Bekämpfung der Schädlinge.

4. Die Kopfkapsel und die Fraßmechanik.

Über den Kopf und die Mundwerkzeuge von Polyneurenlarven gibt es vergleichend-morphologische Arbeiten von Becker (1910) und de Meijere (1916), die jedoch das vorliegende Objekt wenig berühren. Eingehender beschäftigen sich Vimmer (1906, 1912), Rennie (1917), Bodenheimer (1924),

Wardle und Taylor (1926) und Oldham (1928) mit dem Kopfskelett der Wiesenschnakenlarven oder verwandter Formen. Von diesen Untersuchungen ist die von Oldham die wertvollste. Sie enthält einige plastische Abbildungen, die hier mehr leisten als noch so treffsichere Beschreibungen. Rennies und Bodenheimers Mundteiluntersuchungen sind nicht brauchbar. Für sie gilt Oldhams Urteil: »Sie zeichneten, aber deuteten nicht«. Die Frage nach dem Zusammenwirken der Mundteile ist von keinem der zitierten Untersucher angegriffen worden. Die anatomischen Ausführungen sind im folgenden so bemessen wie sie das Verständnis der Mundteilmechanik erfordert. In der Ausprägung der einzelnen Mundteile und des Kopfskeletts weisen die drei Larvensorten außer Größenunterschieden (siehe S. 508) keine Abweichung auf, so daß sie gemeinsam behandelt werden können.

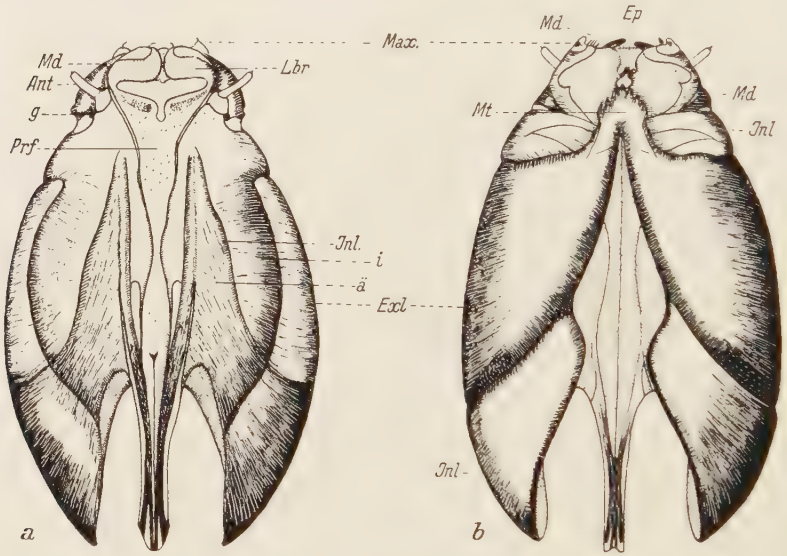

Abb. 20. Kopfkapsel einer Wiesenschnakenlarve.
a Dorsalansicht, b Ventralansicht. 20:1.
Ant Antenne, *Exl* Externolaterale, *Ep* Epipharynx, *g* Mandibelgelenk, *Inl* Internolaterale, *ä* äußere, *i* innere Platte, *Lbr* Labrum, *Max* Maxille, *Md* Mandibel, *Mt* Mentum, *Prf* Praefrons.

a) Die Kopfkapsel.

Von der Kopfkapsel der Larve (Abb. 20) liegt höchstens das vordere Sechstel frei. Der Teil hinter der Mandibelbasis (*g*) ist stets im Inneren des ersten und zweiten Thorakalsegments geborgen und kann nicht vorgeschoben werden. Dagegen kann die Larve ihren Kopf ganz und gar einziehen. Die dazu erforderliche Muskulatur wird besonders besprochen.

Die Mundhöhle wird überdacht vom Labrum, das sich ohne deutliche Grenze in ein dorsales medianes Chitinstück, die Präfrons (Abb. 20, *Prf*), nach hinten fortsetzt. Diese bildet, hinten pfeilspitzenartig zwi-

schen Chitinleisten auslaufend, das Dach des Hinterhauptsloches. Beiderseits setzt sich je eine Internolateralplatte an, an der sich bei starker Mazeration eine innere und eine äußere Schale unterscheiden lassen. Die stark chitinisierte innere Platte (*i*) ist die Ansatzstelle des Mandibelschließmuskels, ferner bildet sie die Einlenkungsangeln (*g*) für die Mandibeln selbst. Sie greift vorn seitlich um die Kopfkapsel herum und endet mit zwei Spangen (Abb. 20b) am ventralen medianen Skelett (*Mt*). Die äußere Internolateralplatte (*ä*) liegt der inneren dorsal auf. Die Internolateralia gehen in zwei Chitinschalen über, die innere und äußere Externolateralplatte (Abb. 20, *Exl*), die sich auch bei starker Mazeration voneinander lösen. Sie sind weniger chitingesteift als die Internolateralplatten und bieten dem schwächeren Mandibelöffnungsmuskel Widerlager. Ventral vorn in der Mittellinie sind diese Chitinschalen vereinigt zu einer starren neunzähnigen dreieckigen Platte, die wegen ihrer Beziehung zu den Mundteilen die Bezeichnung Mentum verdient (*Mt*). Auf der Ventralseite der Kopfkapsel klafft eine von vorn nach hinten sich verbreiternde Mediansutur. Die Kopfkapsel ist erfüllt von den Muskeln der Mundteile, ferner vom Vorderdarm und seinen Dilatatoren, den Speichelgängen, dem stomatogastrischen Nervensystem (siehe S. 535) und Tracheen. Ein Tentorium findet sich darin nicht.

b) Die Mundteile.

Die larvale Kopfkapsel ist prognath und besitzt beißende Mundteile. Das Labrum bildet das Dach der Mundhöhle. Die Mandibeln sind in einer Horizontalebene beweglich. Ihr unterer Rand wird in der Ruhelage überdeckt von den Maxillen, die ventral und seitlich als flache Chitinschalen den Mundhöhlenraum verschließen. Das »Labium« liegt unter den Mandibeln, ist beweglich und steht mit dem »Mentum« durch ein Chitinband in Verbindung. Im einzelnen sind »Labium« und »Mentum« von den Autoren auf ganz verschiedene Teile des typischen Insektenlabiums zurückgeführt worden. Mit den hier gebrauchten — am meisten einleuchtenden — Bezeichnungen soll keine Homologie vertreten werden.

Das Labrum erscheint als der vordere breiteste Teil der Präfrons. Ein Clypeus ist nur undeutlich als flacher Chitinwall ausgeprägt (Abb. 21a). Vorn verbindet ein Chitinkissen mit zwei vorwärtsgerichteten steifen Borsten die Ober- und die Unterseite des Labrums. Zwei stark chitinisierte Felder des vorderen Präfrontalabschnittes (*Prf*) setzen sich seitlich am Clypeus in starke Chitinleisten fort, die sich ∽-förmig

zur Mitte biegen (Sl_1), wobei sie sich verjüngen. Diese Sichelbogen umgrenzen vorn zwei erhöhte Felder mit langen Sinnesborsten. An der dorsalen Chitinstütze Sl_1 des Labrums lenkt sich ventral ein nach vorn ziehendes Stück Sl_2 (Abb. 21 b) ein, das die buccale Wand der Oberlippenfalte spannt. An Sl_2 setzt ein Muskel (Retractor labri, *Rl*) an, der beim Schließen der Mandibeln die Innenwand des Labrums kissenartig in die Mundhöhle wölbt und diese dadurch verengt. An der Mundseite der Oberlippe gibt es ferner eine Reihe besonderer Bildungen, die in ihrer Gesamtheit den Epipharynx darstellen. Auffallend sind zwei symmetrische Borstenkämme (Abb. 21 b). Am Grunde jeder Platte findet sich ein Chitinsockel mit gekrümmter Borste darauf (*Chs*). Am vorderen Teil der Mundseite bleibt eine Schlundrinne borstenfrei.

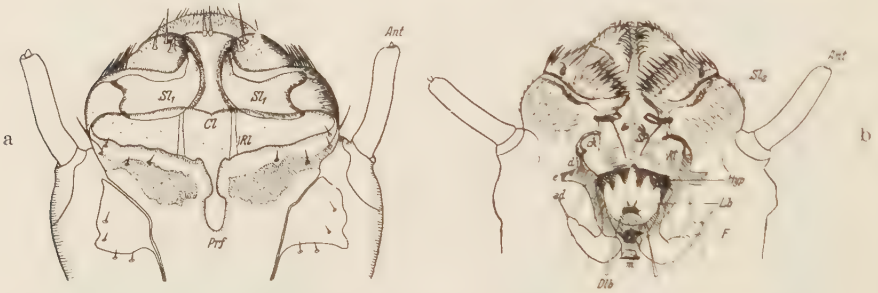

Abb. 21. Labrum einer Wiesenschnakenlarve. a Dorsalansicht, b Buccalansicht. 36 : 1. *Cl* Clypeus, *Prf* Praefrons, *Rl* Retractor labri, *Sl* dorsale Chitinstütze des Labrums, *SP* Sinnesplatten der Buccalseite. Die übrigen Bezeichnungen wie Abb. 24.

Dicht vor dem Eingang in den Schlund ragen vier von Sinneskanälchen durchbohrte Chitinplatten und -kegel (*SP*) in diese Rinne hinein, die wahrscheinlich Geschmacksorgane sind (jedenfalls keine Muskelansatzflächen, wie Vimmer und Bodenheimer meinen). Diese Sinneskörper finden sich in derselben Lage und ähnlicher Ausprägung auch bei den Larven von *Phyllopertha horticola* (Cl. Rittershaus 1927).

Die Antennen der Tipulidenlarven sind ungegliedert und stehen auf einem Hügel aus biegsamem Chitin (Abb. 21 a), der mit dem Labrum und der seitlichen Internolateralspange verwachsen ist. An der Spitze sitzt der Antenne ein kanälchendurchzogenes Sinnesköpfchen auf, das von kleinen Zäpfchen der Fühlerendplatte umgeben wird.

Die Mandibeln sind durch eine an ihrer Basis ansetzende Gelenkhaut mit einer der festen seitlichen Spangen des Internolaterale gekoppelt. Die Drehachse der Mandibeln, die annähernd vertikal steht, liegt dazu noch in einer halbdütenförmigen Fassung der eben erwähnten Spange gebettet. Dorsal bildet die Mandibel einen Krater,

in den ein Condylus des Internolaterale hineinpaßt. Die ventrale Spitze der Mandibeldrehachse (Abb. 22) schmiegt sich nur in die erwähnte senkrechte Führungsrinne.

Die Mandibeln beider Seiten sind symmetrisch ausgebildet. Ihr dorsaler Rand ist glatt und rund, der ventrale dagegen gezähnt (Abb. 22). Im ganzen sind sechs Höcker differenziert. Dorsaler und ventraler Rand begrenzen eine Rinne, die sich proximal abflacht und ebnet. Etwa in der Mitte der Mandibeln entspringt eine Borstenplatte, die Prostheca mandibularis, die für herbivore Polyneurenlarven charakteristisch ist (Becker 1909), den carnivoren, z. B. von *Pedicia* (Wardle) fehlt. Dieser sehr auffallende Anhang ist Bodenheimer (1924) offen-

Abb. 22. Rechte Mandibel von der Buccalseite. *Abd* Sehnenkern des Abductor mandibulae, *Fl* Chitinschuppe des Flexor mandibulae, *Dors.G.* Dorsaler Gelenkkrater, *l* zum Labium hinziehendes Chitinband, *mx* zur Maxille hinziehendes Chitinband, *Prs* Prostheca, *Vent.G.* Ventraler Gelenkzapfen.

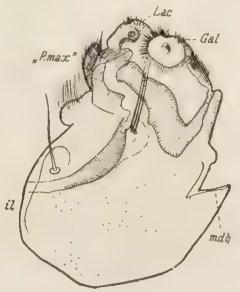

Abb. 23. Linke Larvenmaxille, Ventralansicht. *Gal* Galea (Lob. ext.), *Lac* Lacinia (Lob. int.), *il* Befestigungsnaht mit einer Internolateralspange, *mdb* Verbindung mit der Mandibelbasis, »*Pmax*« »Palpus maxillaris«.

bar entgangen. Die Prostheca ist vielleicht Sinnesorgan. Sie besitzt aber auch mechanische Aufgaben. Mit ihren peripheren Borsten reicht sie bis in den Schlundeingang hinein, wenn die Mandibeln sich schließen. Am Grunde der Borstenplatte inseriert die Sehnenplatte des Adductor mandibulae (Flexor, *Fl*), während der Abductor (*Abd*) an einem lateral außen gelegenen Zapfen ansetzt.

In der Ruhe liegt die linke Mandibel über der rechten. Die ventralen Kauleisten bewegen sich in einer Horizontalebene.

Die Maxillen sind reduziert und ihre Elemente kaum noch sicher auf die homologen Teile der typischen Insektenmaxille zurückzuführen, so daß die Autoren ihnen ganz verschiedene Deutungen und Bezeichnungen gegeben haben. Die Maxillen sind als Ganzes — jederseits ventral eine Chitinschale — beweglich.

Die Außenansicht zeigt Abb. 23. Am Innenrand besitzt jede Maxille einen beborsteten Fortsatz, der verschiedentlich als »Palpus maxillaris« bezeichnet wird, trotzdem er der Medianebene zugewandt ist. Die Lobi externi und interni der Maxille will Wardle in zwei vorn sichtbaren Höckern wiedererkennen (Lacinia und Galea). Die Maxillen besitzen einen Retractormuskel (*Rm*), der in der Kopfkapsel am Rande der Mediansutur jederseits inseriert. Ein Protractor ist nicht vorhanden.

Der Boden der Mundhöhle muß bei allen Nichtsaugern (Fressern) beweglich sein, um die Nahrung nach hinten zu befördern. Dazu dienen hier Labium und Hypopharynx (Abb. 24). Wenn der Mund geschlossen ist, liegen diese Organe unter den Mandibeln verborgen. Der Teil, der wohl als Labium zu bezeichnen ist — von Vimmer Endolabium genannt — ist eine gegen den Schlund etwas konkave Schale

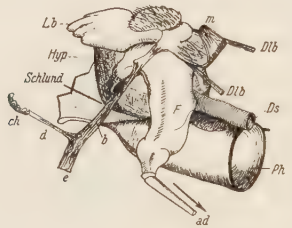

Abb. 24.

Abb. 25.

Abb. 24. Labium und Hypopharynx in seitlich-ventraler Ansicht. *ad* Verbindungsband der Fultura mit der Adduktorsehnenplatte, *b*, *d*, *e* Chitinbänder, *ch* Chitinwinkel im Mundhöhlendach, *Dlb* Depressor labii, *Ds* Ductus salivarius, *F* Fultura, *Hyp* Hypopharynx, *Lb* Labium, *m* Chitinband zum Mentum, *Ph* Pharynx.

Abb. 25. Mentum. 33 : 1.

(Abb. 24, *Lb*) mit fünf am Vorderrand eingeschnittenen Zähnen. Sie besteht aus starkem Chitin. An ihrer Basis ist ein Fenster aus hellem dünnen Chitin mit Sinnesborsten eingesetzt. Dieser Teil wird von einem Haarkissen bedeckt. An der konkaven Seite ist der Hypopharynx angewachsen, der den Boden des Darmeinganges bildet. Er hat die Gestalt einer mit Sinneszäpfchen besetzten flachen Schüssel. Ihn stützen zwei nach hinten und zur Seite gehende Chitinarme (Fulturae, *F*, Vimmer 1906), die mittels der Chitinbänder *ad* an die Adductorsehnenplatte ansetzen. Abb. 24 macht es verständlich, daß bei einem Zug am Bande *ad* in Pfeilrichtung der Hypopharynx sich verbreitern muß.

An der Basis des Labiums außen setzt eine Chitinhaut an, die sich einerseits als breites Band *m* (zum Mentum) fortsetzt, andererseits auch an die Fulturae angreift und in das Band *b* übergeht (Abb. 24). Dieses gabelt sich. Ein Teilstrang (*d*) zieht zum Chitinstück *ch*, das dem Mundhöhlendach eingefügt ist (siehe Abb. 21 *b*, *ch*), der andere (*e*) zieht zur Basis der Prostheca mandibularis (Abb. 26 *a*, *b*). An der Basis der ventralen Borstenplatte des Labiums setzt ein Muskelpaar (Abb. 24) an, das dem Bund *m* parallel geht

und am Innenrand des Externolaterale inseriert (Depressor labii, *Dlb*). Der Speicheldrüsengang (*Ds*), der einer großlumigen Trachee gleicht, mündet unter dem Hypopharynx mit einem halbkraterförmigen Chitinstück.

Das Mentum (Abb. 25) ist eine mit dem ventralen Kopfkapselskelett starr verbundene Platte, die nach innen etwas konkav ist und neun zum Rande kleiner werdende Zähne aufweist. Ihre Innenfläche steht durch das (in der Ruhe eingeschlagene) Chitinband *m* mit dem Labium in Verbindung.

c) Das Zusammenwirken der Mundteile.

Die Bewegung sämtlicher Mundteile ist mit der Bewegung der Mandibeln durch Chitinbänder gekoppelt. Diese sind glasklare zähe Stränge ohne muskulöse Elemente. Bei Mazeration in Kalilauge bleiben sie erhalten. Der Nahrungsaufnahmeapparat ist im mechanischen Modell darstellbar. Selbständige Muskeln neben denen der Mandibeln sind zwar vorhanden (Retractor labri, Depressor labii, Retractor maxillae), jedoch nicht als antagonistische Paare, sondern einzeln. Nur die Mandibelmuskulatur wirkt antagonistisch: das Schließen wird bewirkt durch Kontraktion des Adductor (Flexor) mandibularis (*fl*), das Öffnen durch Kontraktion des Abductor (*Abd*, Abb. 22). Die Nahrung wird von der ventralen Zahnleiste der Mandibeln abgekniffen, gelangt auf den Hypopharynx (*Hyp*) und wird von diesem bis vor den Schlund gehoben. Die Prostheca mandibularis (*Prs*) stopft dann den Bissen vollends hinein, indem sie sich von jeder Seite zwischen die kissenförmigen Polster des Epi- und Hypopharynx schiebt. Wenn die Mandibeln sich öffnen, weichen sämtliche Mundteile auseinander, und der Darmeingang wird aufgespannt wie die Öffnung eines Sackes (Abb. 26a, b). Wenn die Mandibeln sich schließen, nähern alle Mundteile einander, und der Vorderdarm schluckt die ihm zugeschobenen Brocken.

Im einzelnen hängen die Teile folgendermaßen zusammen: Öffnungsphase: Werden die Mandibeln (*Md*) aufgesperrt (Abb. 26a), so zieht das an der Basis ihrer Prostheca (*Prs*) ansetzende Chitinband *e* durch seinen Teilstrang *b* das Labium nach vorn. Das breite Band *m* (vom Labium zum Mentum) hält das Labium in der Medianebene und setzt der Hebung eine Grenze. Der Teilstrang *d* spannt gleichzeitig durch seitlichen Zug an *ch* den Schlund auf, da das Ansatzstück *ch* dem seitlichen Faltungswinkel der Buccalhaut eingefügt ist. In diesem Phasenstand kontrahiert sich der Depressor labii (*Dlb*) und zieht das bereits vorgerückte Labium nach unten (Abb. 26b), wobei sich das Führungsband *m* des Labiums einschlägt.

Nunmehr ist die maximale Öffnung der Mundhöhle erreicht (in Abb. 26b weit übertrieben). Der Schlund ist durch das Labium und die beiden seitlichen Chitinwinkel aufgespannt. Während das Labium vorgezogen wird, spreizen

sich auch wegen des Zuges am Bande *ad*, das an der Adductorsehnenplatte ansetzt, die Chitinfulturae des Labiums. Das bewirkt eine Flächenvergrößerung des Hypopharynx (*Hyp*), d. h. des beweglichen Mundhöhlenbodens.

Desgleichen ist mit der Öffnung der Mandibeln eine passive Lageveränderung der Maxillen (*Max*) gekoppelt. Beim Herausklappen (Öffnen) der Mandibeln werden die Maxillen unter Vermittlung des Bandes *mx* mit herausgeklappt (vgl. Abb. 26a mit 26b), so daß sie bei der maximalen Öffnung des Mundes auch am weitesten aus ihrer Ruhelage entfernt sind.

Schließungsphase: Werden die Mandibeln geschlossen, so wird der Schlund verengert, indem die Vorderkiefer das Labium mitsamt dem Hypopharynx in die Mundhöhle hineindrücken. Die Nahrung wird von der Hypopharynxschüssel durch die Prosthecaborsten abgefegt und in den Schlund ge-

Abb. 26 Schema. Mundteilmechanik der Wiesenschnakenlarve.
a Anfangsphase der Mandibelöffnung. b Maximale Öffnung der Mandibeln.
Bezeichnungen siehe Text und die vorhergehenden Abbildungen.

schoben. Dieser verengt sich, da der Zug an *d* nachläßt, auch von der Seite zum Schluckakt. Die Maxillen werden durch einen besonderen Muskel (Retractor max.) in ihre Ruhelage gebracht (in schemat. Abb. 26 nicht eingezeichnet), und das Labrum ist ebenfalls durch den Retractor labri (in Abb. 26 nicht eingezeichnet) an der Verengerung der Mundhöhle beteiligt.

Die Zusammenarbeit der Teile läßt sich bei starken Binokularvergrößerungen an der lebenden Larve beobachten. Dem Tier wurde die Kopfkapsel in künstlich vorgestreckter Stellung festgeklemmt. Die Bewegung des in der Mundhöhle verborgenen Labiums läßt sich verfolgen, wenn man mittels Rasiermesserschnitts eine oder beide Maxillen entfernt.

5. Morphologie, Histologie und Physiologie des Darmtraktus.

Die Verdauungsorgane der Wiesenschnakenlarven sind noch nicht eingehend untersucht worden. Bei Bodenheimer (1923) findet sich eine kurze — nicht zutreffende — Notiz über ihren Bau. Buchner (1927) entdeckte einen auffälligen Zusammenhang zwischen der Ernährungsweise verschiedener Larvensorten und der Morphologie ihres Enddarmabschnittes. (Abbildungen

auch in »Tier und Pflanze in Symbiose«, II. Auflage.) Da der Verdauungsvorgang bei einem landwirtschaftlichen Schädling Beachtung verdient und im vorliegenden Fall der Darmtrakt auch außerordentlich hoch differenziert ist, werden im folgenden anatomische, histologische und physiologische Beobachtungen mitgeteilt. Die Beschaffenheit des Darmes bei den Larven von *T. paludosa* unterscheidet sich von der bei *T. czizeki* weder im Groben noch in der feineren Anatomie. Ebenso zeigen die verschiedenen Entwicklungsstadien außer der Größendifferenz keine Abweichungen im Bau des Darmkanals. Die anatomischen Bezeichnungen sind Weber (1933) entlehnt. Für die histologischen Untersuchungen wurden von den meist in Petrunkewitsch-Gemisch fixierten Darmabschnitten 7,5 und 10 μ dicke Paraffinschnitte angefertigt und mit Hämalaun-Eosin gefärbt. Die Zeichnungen wurden mit Ausnahme der stark vergrößerten Bilder mittels eines Projektions-Zeichenapparates gemacht.

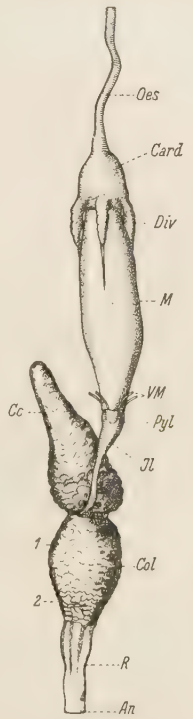

Abb. 27. Darmkanal einer Wiesenschnakenlarve. 3,5 : 1. *An* After, *Cc* Coecum, *Col* Colon, erste und zweite Blase, *Div* Drüsendivertikel, *Card* Cardia, *Il* Ileum, *M* Mitteldarm, *Oes* Oesophagus, *Pyl* Pylorus, *R* Rectum, *VM* Malpighische Gefäße.

a) Verlauf und Gliederung des Darmes.

Bei den Larven aller *Tipula*-Arten ist der Darm ebenso lang wie der Körper. Er zieht beim gestreckten Tier ohne Schlinge und Windung vom Mund zum After und hängt frei in der Körperflüssigkeit. Der Pharynx (Kopfdarm), dessen Eingang von Epi- und Hypopharynx gebildet wird, setzt sich hinter der Kopfkapsel in den Oesophagus (*Oes*) fort (Abb. 27). Dieser reicht mit einem Ventiltrichter, der Valvula cardiaca (Abb. 29) in das Lumen des Mitteldarms (*M*) hinein. Eine solche Einrichtung verhindert das Zurückfließen der geschluckten Nahrung. Ein kurzes Stück unterhalb der Ventiltrichtermündung entspringen vom Mitteldarm vier Sekretschläuche (Abb. 27, *Div*). Jeder einzelne ist am Ende mit einem Bindegewebsausläufer am Peritoneum des Mesenterons befestigt. Zwei Divertikel fallen in die Sagittal-, die beiden anderen in eine Frontalebene der Larve.

Der Mitteldarm (*M*) — der Abschnitt ohne Chitinintima — macht etwa ein Drittel der Darmlänge aus. Er ist ein glattwandiges Rohr, das sich gegen das hintere Ende, zum Ursprung der Vasa Malpighii (*VM*) hin, verjüngt. Der glatte Verlauf und die relative Kürze des Mitteldarms bei diesen phytophagen Larven lassen Hilfseinrichtungen besonderer Art zur Aufschließung der Cellulosenahrung vermuten.

Auf das Mesenteron folgt, außen durch eine leichte Ringkerbe abgesetzt, der Pylorusabschnitt (*Pyl*); dieser gehört nach seinem histologischen Aufbau zum Enddarm, wie auch die folgenden Teile des Darmkanals. Während man an präparierten Därmen den Pylorus mit Nahrungsmassen gefüllt findet, ist der anschließende schlanke Schlauch, das Ileum (Dünndarm, *Il*) stets leer. Wenn sich die Larve kontrahiert, so bildet bei Einziehung der Kopfkapsel der Oesophagusabschnitt eine vertikale Schlinge, und bei der Verkürzung der Abdominalsegmente gestattet das Ileum eine weitgehende Verschiebung der Endabschnitte des Darms gegen das Mitteldarmrohr. Das Ileum mündet in die ringförmig eingezogene Übergangszone zwischen dem Coecum (Blinddarm, *Cc*) und dem Kolon (Dickdarm, *Col*), dem sich dann der ausleitende Abschnitt, das Rectum (*R*), anschließt. Das Coecum (*Cc*) erstreckt sich auf der Dorsalseite des Darmes in oraler Richtung etwa bis in die Mitte des Mesenterons, mit dessen Peritoneum die Spitze verheftet ist. Coecum und Kolon zeigen von außen die gleiche Beschaffenheit der Wand. Dicht vor dem Anus liegen dem Rectum die jederseits paarweise vereinigten Endabschnitte der Malpighischen Gefäße auf. Der Rectalabschnitt ist stark muskulös.

b) Der Vorderdarm der Larve.

α) Der Pharynx durchzieht in der medianen Längsrichtung die Kopfkapsel (Abb. 28). Die Mundhöhle wird durch die Heranziehung der Mandibeln verengt und die Prosthecae mandibulares (siehe S. 515) stopfen den Bissen in den Kopfdarmeingang, den ein starker Ringmuskel umgibt. Der Erweiterung des Pharynx dienen zwei paarige Dilatatorenbündel, Musculi dilatatores anteriores (*dila*) und Musculi dilatatores posteriores (*dilp*). Ventrale Dilatatoren besitzt der Pharynx nicht. Unter dem Kopfdarm verläuft die Hauptkopftrachee, die sich gabelt, und ventral von ihr der Ductus salivarius (*Ds*), der die Vereinigung zweier Speicheldrüsen (*Mdg*) darstellt. Die Histologie des Pharynx ist einfach. Das Innere des Kopfdarmes wird von einer längsgefalteten Chitinintima ausgekleidet, deren Matrixepithel der Muscularis aufliegt. Ein Peritoneum umhüllt den gesamten Vorderdarm.

β) Der Oesophagus und die Valvula cardiaca. Als Oesophagus ist der Vorderdarmabschnitt bezeichnet, der die Kopfkapsel verläßt und als biegsamer Schlauch sich caudal bis in den glockenförmigen Mitteldarmanfang erstreckt. Der Oesophagus zeigt ganz ähnlichen histologischen Aufbau wie der Pharynx. Nur Längsmuskeln sind nicht vorhanden. Die Valvula cardiaca (Abb. 29) ist eine Ringfalte,

die dadurch entsteht, daß sich das Ende des Vorderdarmes in das Lumen des Mitteldarmes einstülpt. Sie ist durch eine Ringzone teilungsfähiger Zellen, den Imaginalring, vom Mitteldarm abgesetzt. Der Imaginalring gehört nach seinem Gewebsaufbau noch zum Vorderdarm. Er liefert das Zellmaterial für dessen Wachstum und nachher auch für den Vorderdarm der Imago. Die Valvula ist bei eben aus dem Ei geschlüpften Larven von *T. paludosa* 0,3 mm lang; bei verpuppungsreifen Larven mißt sie 2,4 mm.

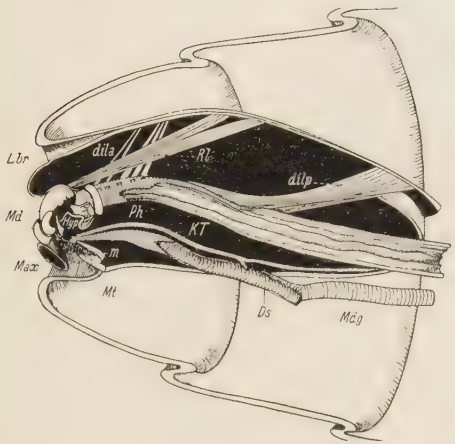

Abb. 28.

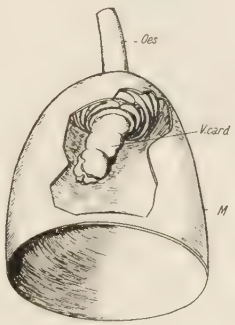

Abb. 29.

Abb. 28. Schematischer Längsschnitt durch die Kopfkapsel einer Wiesenschnakenlarve. *dila* Dilatatores pharyngis anteriores, *dilp* Dil. ph. post., *Ds* Ductus salivarius, *KT* Kopftrachee, *Lbr* Labrum, *Max* Maxille, *m* Verbindungsband zwischen Mentum (*Mt*) und Hypopharynx (*Hyp*), *Md* Mandibel mit Prostheca (*Prs*), *Mdg* Mündungsgang der Speicheldrüsen, *Ph* Pharynx, *Rl* Retractor labri.

Abb. 29. Valvula cardiaca einer Wiesenschnakenlarve. *V. card.* Ventiltrichter. Das Epithel des Mitteldarms ist fensterartig ausgeschnitten.

c) Das Mitteldarmrohr und die Sekretschläuche.

Das Chylusdarmepithel besitzt keine Chitinintima, sondern seine Zellen tragen einen alloplasmatischen Stäbchensaum (Rhabdorium). In der stets deutlichen Muscularis liegen die Ringmuskeln innen, die Längsmuskeln außen, im Gegensatz zum Vorderdarm. Besondere Abschnitte sind an dem glatten Rohr nicht auseinanderzukennen.

Den gegen das Lumen gerichteten Stäbchensaum verkannte Weissenberg (1926) als »Cuticula« des Darmepithels. Unter der Basalmembran (Tunica propria) der Zylinderepithel- bzw. der Ersatzzellen findet man eine Schicht sehr dünner elastischer Längsfasern. Darauf folgt nach außen das Peritoneum, als dessen Differenzierungen splanchnische Muskulatur erkennbar ist. Zwischen den Längsfasern finden sich basophile Körper; wahrscheinlich Hämocyten.

Sämtliche Differenzierungen des Peritoneums sind einer hyalinen Grundsubstanz eingelagert, so daß die ganze muskelführende Mantelschicht des Mitteldarms die Bezeichnung Tunica elastico-muscularis verdient. Die Regeneration des Mitteldarmepithels erfolgt diffus aus embryonalen Zellen, die an der Basis der Epithelzellen verteilt sind. Ein solches Verhalten findet sich auch bei den Raupen von *Deilephila euphorbiae* (Deegener 1909). — Nur am Eingang in das Mitteldarmrohr, rings um die Cardia, faltet sich das sonst glatte Epithel zu Ringwülsten auf, die teilweise oder ganz die besprochene Oesophaguseinstülpung konzentrisch umgeben (Abb. 29).

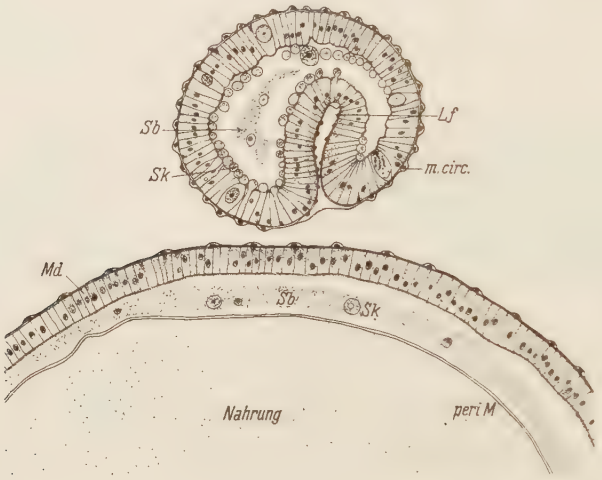

Abb. 30. *Tipula paludosa*, Stück eines Querschnitts durch den Mitteldarm und die Divertikel, schematisiert.
Lf Längsfalte der Divertikel, *Md* Mitteldarmepithel, *peri.M.* peritrophische Membran, *Sb* Sekretbrei in den Divertikeln und im Mitteldarm, *Sk* abgeschnürte, noch nicht aufgelöste Sekretkugeln.

Die Zellen der Ringwülste sind wohl mit der Bildung der peritrophischen Membran (Abb. 30 und 32, *Peri.M*) in Zusammenhang zu bringen. Diese im Mitteldarm vieler Insekten (z. B. von Apis, Lamellicornierlarven usw.) nachgewiesene Bildung stellt einen feinhäutigen, oft in mehreren dünnen Blättern liegenden Zylindermantel um die Nahrungsmassen dar. Er wird nach Maßgabe des Nahrungsschubs stets neu gebildet und ist nicht chitinös, vielmehr besteht er aus einem proteinhaltigen Kolloid (Trappmann), das für Sekrete und Abbauprodukte leicht permeabel ist. Gerade bei Dipterenlarven wird die Membran nur von den ringförmig um die Valvula cardiaca gelegenen Zellen gebildet. Die peritrophische Membran schützt das Mitteldarmepithel vor Verletzungen.

Vom Vorderende des Mitteldarms gliedern sich vier Divertikel ab, die etwa ein Fünftel der Länge des Mesenterons besitzen (0,3 mm

bei der eben geschlüpften Junglarve, 2,8 mm beim erwachsenen Ämel). Zerzupft man einen solchen schlauchförmigen Anhang bei einer fixierten oder unter phys. Kochsalzlösung präparierten Larve, so erhält man einen Eindruck von der gewaltigen Sekretionstätigkeit dieser Organe. Sie sind einfache Abgliederungen, die ohne besonderen Absatz sich eine Strecke weit caudal dem Mitteldarm anlegen. Am lebenden Tier ist

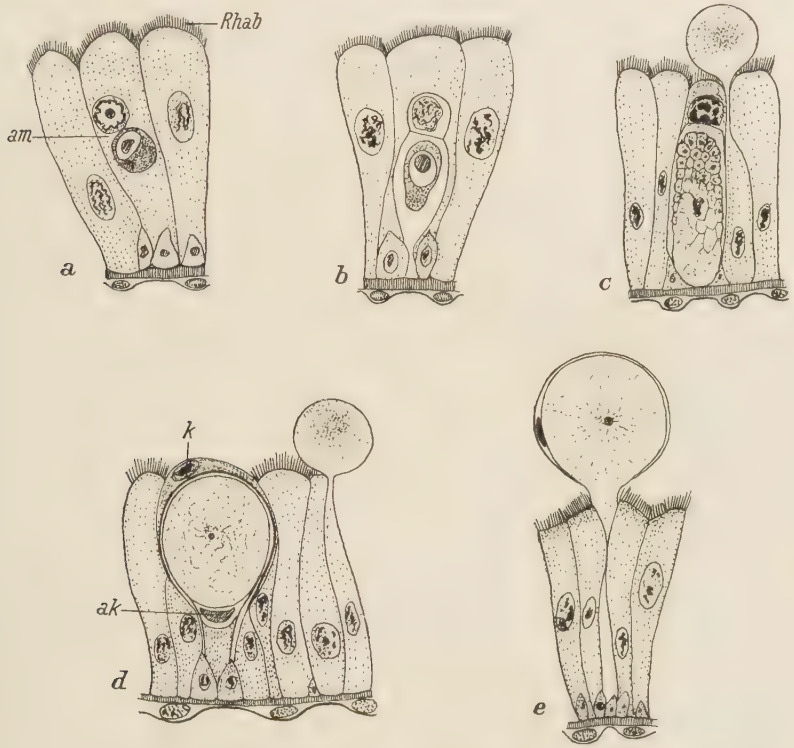

Abb. 31. *Tipula paludosa*, Phasenbilder der holocrinen Sekretion, schematisiert. Erklärung im Text.

ihre Füllung bernsteingelb im Gegensatz zu der des Mitteldarmrohres, das von den Nahrungsmassen schwarz aussieht. Man findet in den Sekretschläuchen niemals Nahrungsbestandteile. Auf Querschnitten durch die Divertikelzone erkennt man (Abb. 30), daß sich fast über die ganze Länge jedes Schlauches an der dem Darmrohr zugewandten Seite eine Längsfalte hinzieht, die die Epitheloberfläche vergrößert. Die histologische Beschaffenheit der Schlauchorgane gleicht der des Mitteldarms. Die Zellen besitzen apikal ein Rhabdorium. Charakteristisch ist die überaus heftige Sekretionstätigkeit des Epithels. Man

findet in der ganzen Länge nur sehr wenige Zellen ohne Anzeichen solcher Funktion. Holokrine und merokrine Sekretion gehen nebeneinander zu gleicher Zeit vor sich. Die Regeneration bei dem starken Zellverbrauch erfolgt, wie im Mitteldarm selbst, nicht von besonderen Nestern aus, vielmehr stehen die jungen Zellen zahlreich an der Basis der sezernierenden und wachsen von dort in die auftretenden Lücken nach.

Die holokrine Sekretion kennzeichnet sich durch Umwandlung der ganzen Zelle zu einer Sekretblase und Ausscheiden der Zelle aus dem Epithelverband. Sie ist im Darmkanal der vorliegenden Larven stets verbunden mit einer (vermutlich amitotischen) Teilung des Zellkerns (Abb. 31a, *am*). Apikaler und basaler Kernrest behalten einen Nucleolus. Der basale Körper schwillt birnförmig an (*b*). Er ist von dem anderen durch eine dünne Membran getrennt. In der Vorstufe der Sekretbildung zerfällt der basale Kernteil in stark färbbare Schollen (*c*), die sich lösen und dann zu einer Sekretblase zusammenfließen (*d*), in der ein Chromatinzentrum, fein verteilte Granulae und Fädchen erhalten bleiben (*d*). Basal gliedert sich von der Sekretbirne noch ein basophiler Anhangskörper (*ak*) ab, der von der fertigen Blase durch eine dünne Membran geschieden ist. Der apikale Kernrest verdichtet sein Chromatin und wird mit dem Rest des Cytoplasmas an die Spitze oder zur Seite gedrückt (*k*). Dann hebt sich die ganze Zelle von der Basalmembran ab und löst sich aus dem Epithelverband (*e*).

Diese Sekretion unterscheidet sich von der bei *Deilephila euphorbiae* beschriebenen (Deegener 1909) im Hinblick auf das Verhalten des nicht zur Sekretvakuole umgewandelten Kernrests. Während er bei der *Tipula*-Larve mitsamt dem Sekretball austritt, tatsächlich also eine Zelle aus dem Epithel ausscheidet, bleiben bei der Raupe des Wolfsmilchschwärmers dieser Kernteil und ein Residualsekret im Epithel zurück.

Die merokrine Sekretion. Die meisten Zellen im Epithel der Divertikel — schätzungsweise 90% — zeigen bei normal ernährten Larven apikale Sekretkugelabschnürung. Die Zellen (Sphärocyten, Deegener) bleiben über mehrere Tätigkeitsphasen sekretionsfähig. Eine Veränderung ihres Kerns im Zusammenhang mit der Sekretion konnte ich nicht feststellen, wie auch Deegener nicht bei *Deilephila*-Raupen. Es kommt, namentlich in der Nähe der Ausmündungsstellen, recht häufig noch eine dritte Art von Sekretbildung vor, nämlich die apikale Abschnürung von Sekretkugeln zusammen mit Kernbestandteilen, manchmal sogar mit dem ganzen Kern der Epithelzelle. — Im übrigen ist die Sekretionstätigkeit des Mitteldarms keineswegs auf die Divertikel und auf die Ringwülste am Eingang beschränkt. Vielmehr

findet man auch im übrigen Teil des Mitteldarmrohres stets sowohl holokrin als auch merokrin sezernierende Zellen in Phasenbildern, die denen aus den Divertikeln durchaus entsprechen. Jedoch sind dort sezernierende Zellen längst nicht so zahlreich, in manchen Zonen auch gar nicht vorhanden. Reichlich sezernierende Strecken fallen im Längsschnitt durch ihre stark basische Färbung auf. Offenbar überziehen rhythmisch-kontinuierliche Sekretionswellen das Mitteldarmepithel von vorn nach hinten. Als die Hauptstätten der Sekretbereitung sind jedoch die vier vorderen Divertikel anzusehen.

d) Der Enddarm.

Die auf den Mitteldarm folgenden Darmabschnitte, topographisch von der Einmündung der Malpighischen Gefäße an gerechnet, sind in ihrer Gesamtheit als Enddarm zu bezeichnen. Sie alle besitzen eine Chitinintima. Der Pylorus ist der erste Enddarmabschnitt. Seine Intima ist durch caudal gerichtete Häkchen (Abb. 32) ausgezeichnet. Die Hypodermis dieser Chitinschicht geht unmittelbar in das Epithel des einmündenden Malpighischen Gefäßes über. Am Eingang des Pylorus ist das Matrixepithel hochzellig. Es wölbt hier die Intima zu einer Ringfalte (Valvula pylorica) auf. Im Pylorus und in den folgenden Abschnitten sind die Nahrungsmassen bereits ohne Grenzschicht im Lumen vorhanden.

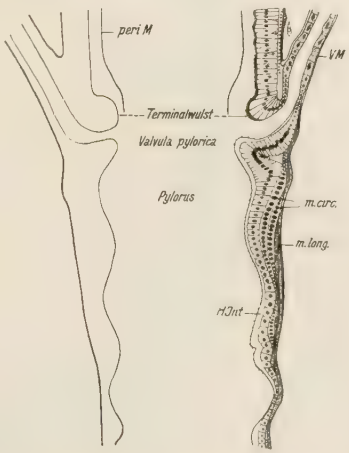

Abb. 32. Schematischer Längsschnitt durch den Pylorus einer Wiesenschnakenlarve. *HJnt* Häkchenintima, *peri.M.* peritrophische Membran, *VM* Malpighigefäß.

Die Epithelien setzen sich ohne Unterbrechung vom Pylorus auf den Dünndarm fort. Das Ileum ist als 2. Hinterdarmabschnitt in situ und histologisch leicht zu erkennen an der stark gefalteten häkchenlosen Intima und an seiner mächtig entwickelten Wandmuskulatur (Abb. 33). Die funktionelle Bedeutung der starken Muskulatur liegt darin, daß sie zum Abkneifen eines Brockens von der den Pylorus anfüllenden Nahrungsmasse dient und diesen in das Coecum hineinbefördert. Das Coecum ist ein mit außerordentlich dünner Intima ausgekleideter dorsal liegender Bruchsack, der sich je nach Füllung bei der gestreckten Larve bis in die Mitte des Mesenterons erstrecken

kann (Abb. 27). Er ist Aufenthalt einer wimmelnden Fülle von Mikroorganismen. Das Epithel des Coecums ist flach. Es enthält große Kerne. Zellgrenzen sind nicht zu sehen. Offenbar liegt ein Syncytium vor, dessen biologische Bedeutung in diesem resorbierenden Darmabschnitt auf der Hand liegt. Die Kerne in dem zusammenhängenden fein granulierten Cytoplasma sind nicht alle gleich groß. Ihr Chromatin ist fädig und knötig verteilt. Ein Nucleolus ist stets vorhanden. Ein Peritoneum

Abb. 33. *Tipula paludosa*, Querschnitt durch das Ileum. Kombiniert.

mit außerordentlich zarten Längs- und Ringmuskeln folgt in der Regel nicht den Epithelfalten, sondern überspannt sie. Die schematische Abb. 34 gibt die histologische Schichtung vergröbert wieder. Die Muskulatur, die zum Einpressen der Nahrung in das Coecum dient, wird besonders besprochen.

Dem Epithel des Blinddarms liegt — wie auch dem des folgenden Kolonabschnittes — ein mit Hämalaun stark färbbarer Belag von körnelig-faseriger Struktur (*Sy*) und zerklüfteter Kontur auf (Abb. 34). Bei starker Vergrößerung erkennt man darin massenhaft Bakterienleiber. Das Innere des Lumens ist von gröberen Nahrungstrümmern angefüllt. Der Belag ist 5—6mal dicker als

das Epithel und besteht zum großen Teil wohl aus resorptiblen Stoffen, vermischt mit Symbionten und unverdaulichen Bestandteilen.

Als Kolon oder Dickdarm werde der an das Coecum anschließende Darmabschnitt bezeichnet, der noch für die Veränderung und Aufnahme der Nährstoffe von Bedeutung ist. Auf ihn folgt das nur der Kotableitung dienende Rectum (Abb. 27 und 34). Ist das Kolon prall gefüllt, so heben sich durch eine Einschnürung zwei etwa kugelförmige Kammern an ihm ab (Abb. 34). Die vordere gleicht dem Coecum vollkommen im histologischen Bau und hat ein plattes Epithel, in der anschließenden hinteren ist dieses dagegen gefaltet, bedeutend höher und die Kerne des Syncytiums sind hier sehr groß und zahlreich. Ebenso ist die Muscularis dieses Abschnittes kräftiger als im vorderen Teil. Der Übergang ist nicht scharf. Die Chitinintima, die auch im Kolon vorhanden ist, bleibt überall sehr dünn (Abb. 35). — Bemerkenswert und aufschlußreich für die Funktion der hinteren Kolonblase ist das Verhalten der basophilen Symbiontenschicht, die dem Epithel aufliegt. Sie ist so weit verfolgbar, wie das Epithel in der ersten Kammer des Kolons dünn bleibt. In der Zone, in der das Epithel an Dicke zunimmt und große Kerne führt, verliert sich die Schicht schnell. Die großkernigen

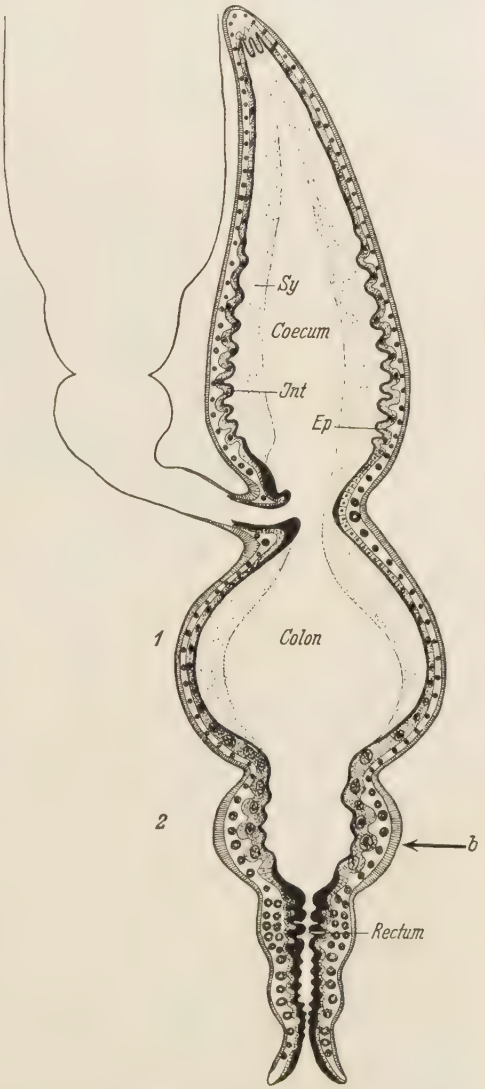

Abb. 34. Schematischer Längsschnitt durch Coecum, Colon und Rectum einer Wiesenschnakenlarve. *b* Ungefähre Stelle des Längsschnittstückes Abb. 35, *Ep* Epithel des Coecums, *Int* Chitinintima, *Sy* basophiler Wandbelag, *1*, *2* Colonblasen, siehe Text.

Teile des Epithels sind Stätten besonders intensiver Resorption. Die Nahrungssäfte werden aufgesaugt, wodurch den Mikroorganismen das Substrat entzogen wird.

Mit dem Beginn der eben erwähnten Matrixschicht wird die Muskulatur des nun als Rectum zu bezeichnenden Darmes mehrschichtig. Seine Intima ist hier durchweg dick und sowohl quer als auch längs stark in Falten gelegt. Rektalpapillen und andere Differenzierungen des ausleitenden Darmabschnittes fehlen den Larven der untersuchten *Tipula*-Arten.

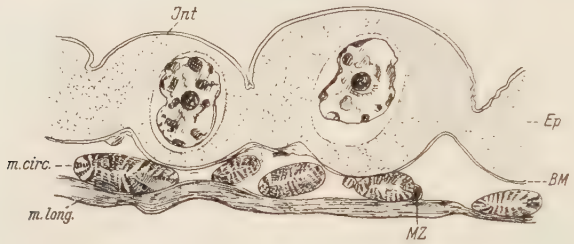

Abb. 35. *Tipula paludosa*, Stück aus einem Längsschnitt durch das Colon. Schematisiert. *BM* Basalmembran, *m.long.* Längs-, *m.circ.* Ringmuskeln. Die übrigen Bezeichnungen wie in Abb. 34.

e) Der Weg der Nahrung.

Der Oesophagus befördert den geschluckten Bissen durch peristaltische Kontraktionen in den Mitteldarm. Hier vollziehen sich rhythmische Kontraktionen der Muskulatur, die bald caudalwärts, bald oralwärts über die Wand dahinlaufen. Im zweiten Fall wird die Valvula cardiaca wie das Gummiröhrchen eines Fahrradventils zusammengedrückt. Da beim Graben der Schnakenlarven im Boden auf dem Darm beständig ein Druck lastet, liegt die große Bedeutung des Rücklaufventils auf der Hand. Es verhindert den Rückfluß der Nahrung.

In den Mitteldarmdivertikeln findet man keine Nahrungspartikel. Hiermit steht in Zusammenhang, daß auf ihrer Wand auch niemals Sporozoencysten zu finden sind, vielmehr ausschließlich auf dem Mitteldarmrohr. Die Mitteldarmdivertikel entleeren ihre Sekrete in längeren Zeitabständen durch Kontraktion ihrer Wände. Die peritrophische Membran, von der die Nahrungswurst im Mitteldarm umhüllt wird, verliert sich bereits im Pylorusabschnitt. Wahrscheinlich ist dessen häkchenbesetzte Intima mit dem Verschwinden der Nahrungshülle in Zusammenhang zu bringen. Der Schub des Mitteldarminhaltes geht entsprechend dem weiten Lumen dieses Abschnittes nur langsam, und

die rhythmischen Kontraktionswellen sind hier flach. Am Dünndarmeingang wird der Nahrungsstrom aufgestaut. Dieser Teil ist mit seinem engen Lumen und mit der kräftigen Wandmuskulatur (Abb. 33) für den schnellen Transport kleiner Massen eingerichtet. Unter phys. Kochsalzlösung kann man von der Nahrungswurst im Pylorus den Zipfel mit der Pinzette abkneifen und künstlich in das Ileum hineindrücken.

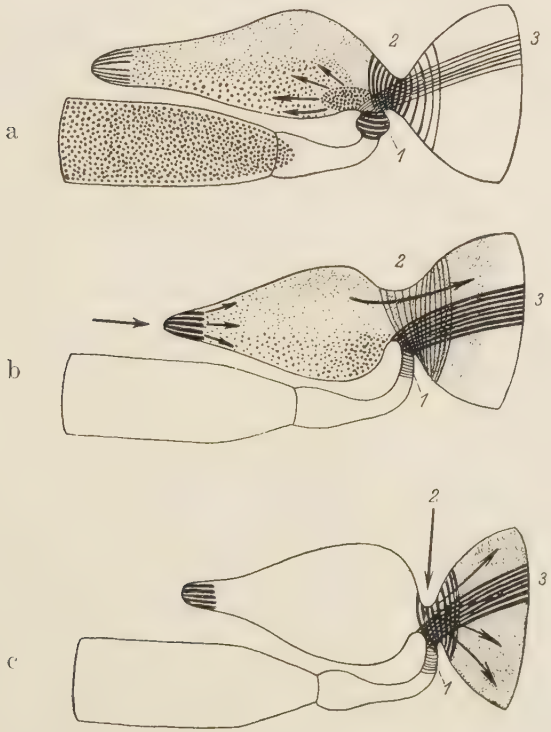

Abb. 36. Muskulatur zur Füllung und Entleerung des Coecums. Schema. Erklärung im Text.

Dieses befördert ihn dann durch rasch aufeinanderfolgende ringförmig aufschwellende Kontraktionswellen in das Coecum. Durch Zusammenziehung der Längsmuskulatur in der Nähe der Ileummündung wird diese kraterförmig in das Lumen des Blinddarms eingestülpt. Gerade beim Eintritt des etwa 0,15 qmm großen Nahrungsbrockens kontrahieren sich die Muskelbündel 1 und 2 (Abb. 36a). Dadurch wird die Nahrung in oraler Richtung in das Coecum hineingedrückt. Die Wand des Blindsacks habe ich nie in peristaltischer Bewegung gesehen — ausgenommen den Zipfel, der sich rhythmisch leise einzieht und elastisch

wieder prall wird. Im Coecum unterliegt der Nahrungsbrei Veränderungen, deren Index der Umschlag der schwarzbraunen eintretenden Masse zu olivgrünem Aussehen ist. Zum Teil ist dieser Farbwechsel auf die Durchsetzung mit Mikroorganismen zurückzuführen. Von der nachkommenden Nahrung wird der eingetretene Brocken allmählich in die blinde Spitze des Coecums geschoben. — Die Entleerung des Blinddarms erfolgt nach Maßgabe der Zufuhr auf folgende Weise: Nach der Einfuhr erschlaffen alle Muskeln für eine kurze Pause. Der eingepreßte Brocken bewirkt, daß ein an Volumen gleicher Teil des verarbeiteten Inhaltes an der Dorsalseite herausgedrängt wird, unterstützt durch den Muskeldruck des blinden Zipfels (Abb. 36b). Gleich darauf kontrahiert sich das Muskelband 3, das von der oralen Seite der Ileummündung aus am Colon entlang zieht. Dieser Muskel richtet zwischen Coecum und Kolon eine Wand auf, die die neue Auffüllungsmasse hindert, in den Dickdarm abzufließen. Dagegen preßt der sich nun kontrahierende Muskel 2 den dorsalen verdrängten (alten) Inhaltsanteil caudalwärts ab (Abb. 36c).

Um die Resorption im Darmkanal der Wiesenschnakenlarven zu beobachten, vermengte ich gleiche Mengen Moostorf mit Weizenkleie und mischte darunter die doppelte Menge einer Aufschwemmung von Ferrum oxydatum saccharatum 1:10 in destilliertem Wasser. Die Larven (*T. paludosa*), die teils 100 Stunden gehungert hatten, teils unmittelbar aus Erde in das Gemisch versetzt wurden, bohrten sich in die eisengefärbte süße Masse sofort ein und begannen auch gleich zu fressen (Beobachtung zwischen Glasscheiben).

Der Darmkanal wurde aus der betäubten Larve präpariert und in absolutem Alkohol fixiert. Die 10 μ dicken Schnitte kamen nach Auflösung des Paraffins für 1 Stunde in eine Ferrocyankalilösung (10%) und danach auf einige Minuten in schwache Salzsäure (1 Tropfen HCl conc. auf 10 ccm Aqua dest.). Es erwies sich eine schwache Gegenfärbung der Schnitte mit Eosin als praktisch. Die Blaufärbung bei der Berlinerblaureaktion ist nicht dauerhaft. Die vorstehende Methode wandten mit entsprechender experimenteller Abwandlung bereits Steudel (1911), Hirsch (1918) und Buchmann (1930) an.

Die Larven verweilten 60 Stunden in dem eisenhaltigen Erde-Kleiegemisch. Die im Darmlumen befindlichen Nahrungsmassen zeigten sich auf den Schnitten vollkommen mit Eisen durchtränkt, und zwar in allen Darmabschnitten ohne Ausnahme. Resorbiertes Eisen fand ich diffus in den Zellen der ringförmigen Epithelwülste am Eingang des Mitteldarms. In den übrigen Zellen des Mitteldarmepithels konnte ich kein Eisen nachweisen, ebenso enthielten die Zellen der Sekretschläuche keine Spur davon. Die peritrophische Membran im Mitteldarm war außerordentlich stark gefärbt.

Im Coecum fiel die besprochene körnelige, dem Epithel direkt aufliegende Schicht durch ihre starke Durchtränkung mit Eisen auf. Nur in dem oralen Blinddarmzipfel mit gefaltetem Epithel sah ich wieder schleierartig ins Epithel eindiffundiertes Eisen. Das syncytiale Epithel der ersten Kolonblase wies ebenfalls keine Resorptionsbilder auf, wohl aber wieder deutlich die hintere mit

hohem großkernigen Epithel versehene Kammer. Besonders in der Nähe der Kerne fand sich eindiffundiertes Eisen. Resorptionsversuche mit lithiumcarmingetränkter Weizenkleie ließen sich nicht histologisch auswerten.

Steudel (1911) konnte im Mitteldarm von *Blatta* keine Resorption feststellen, Buchmann (1930) sah sie jedoch im Mitteldarm der dungfressenden Larven von *Stomoxys calcitrans*. Trotz des negativen Befundes im vorliegenden Fall scheint es mir doch wahrscheinlich, daß auch im Mitteldarmrohr der Wiesenschnakenlarven Stoffe resorbiert werden, da gerade dieser Abschnitt — und nur dieser — oft stark mit Sporozoencysten, die in der Tunica elastico-muscularis gebettet sind, befallen ist. Vielleicht sind die Eisenpartikel zu groß, um durch die peritrophische Membran zu diffundieren. Deutlich jedoch zeigten bei dieser Fütterung die Sekretschläuche des Mitteldarms den Charakter reiner Verdauungsdrüsen. Obwohl noch geringe Mengen Eisen aus dem Mitteldarmanfang in das Lumen der Divertikel vordrangen, zeigte dort keine einzige Zelle auch nur die Spur einer Resorption. Es handelt sich also hier um Anhänge rein sekretorischer Funktion, die ihren Sekretstrom ungehindert mundwärts leiten, ohne daß dieser (wie in den »Lebern« der Krebse und Gastropoden) durch einfließende Nahrung unterbrochen würde. Niemals finden sich auch Sporozoencysten auf diesen Mitteldarmderivaten.

Eine so weitgehende Arbeitsteilung an einem Insektendarm ist meines Wissens noch nicht beschrieben worden. Es ist verständlich, daß gerade Larven mit schwer aufschließbarer Nahrung (Zellulose, Dung) diese über die allgemeine Darmdifferenzierung der Insekten hinausreichende Spezialisierung erworben haben.

Es ergibt sich also im ganzen folgender Weg der Nahrung: Die bei günstiger Temperatur beständig fressende Larve befördert die Bissen in den Mitteldarm, der zugleich Sekretions- und Resorptionsstätte ist. Der Hauptzufluß der Verdauungssekrete ergießt sich aus den rein drüsigen Divertikeln. Am Pylorus staut sich die Nahrungswurst, und die kräftige Ringmuskulatur am Eingang des Ileums schneidet von Zeit zu Zeit Brocken ab, die in das Coecum gepreßt werden. Hier werden die teilweise durch Mikroorganismen erzeugten resorptiblen Spaltprodukte vom Epithel des oralen Zipfels und endgültig in der hinteren Blase des Kolons aufgesaugt.

6. Die Frage der Verdauungssymbiose.

Zuerst wies Buchner (1927) auf die Baueigentümlichkeiten des Larvenenddarms hin und erklärte das Coecum als Stätte einer Zelluloseverdauung mit Hilfe von Symbionten, also als ein den Gärkammern von Lamellicornierlarven analoges Organ. Die wichtigste Stütze dieser Auffassung ist die auffällige Parallelität, die zwischen der Länge des Coecums und der Ernährungsweise der Larven innerhalb der Gattung *Tipula* und innerhalb der Tipulinen besteht. So haben solche Formen, die in moderndem Holz leben, einen fast bis an den Anfang der Sekretschläuche kopfwärts reichenden Blinddarm. Bei den terrestrisch lebenden erreicht die Coecumspitze nicht mehr die Divertikel des Mittel-

darms (Abb. 27); wasserbewohnende Larven haben nur eine kleine, noch nicht bis zum Pylorus gehende Ausstulpung, und den carnivoren Verwandten endlich — z. B. den Larven von *Pedicia rivosa* (Oldham 1928) — fehlt die Enddarmaussackung vollständig.

Die Besiedlung des Coecums ist keineswegs einheitlich, sondern man findet, wenn man den Inhalt ausstreicht, zwischen den Nahrungstrümmern eine ganze wimmelnde Biocönose. Von Bakterien gibt es Stäbchen- und Kokkenformen, daneben solche mit endständiger Sporocyste, die dem Formenkreis des Bacillus amylobacter angehören. Ferner sind vielgeißelige Flagellaten und Rhizopoden vorhanden, in deren Plasma man bei Dunkelfeldbeleuchtung zahlreiche gefressene Bakterien findet. Neben dem eigentlichen, für die Verdauung wichtigen Organismus bietet der Blindsack auch einer großen Zahl von Begleitformen Raum und Substrat.

Die Larven fressen offenbar viel mehr als sie zur Ernährung gebrauchen, was übereinstimmt mit ihrer Schadwirkung an Kulturpflanzen. Die aufgenommene Kost wird auf dem verlängerten Nahrungsweg ohne Zweifel noch verändert. Während der bakterienarme Mitteldarminhalt geruchlos bleibt, riechen der Inhalt des Enddarms und die Faeces dem Schweinekot ähnlich. Das deutet auf Aufschließungsvorgänge im Blindsack. Auch z. B. von Gänsen ist bekannt, daß der in den Blinddärmen veränderte Teil der Nahrung einen intensiveren Kotgeruch annimmt als der glatt passierende Anteil. Es handelt sich bei der wahrscheinlichen Verdauungssymbiose wohl um einen wenig intensiven Vorgang, der sich auch nur schwer in Kulturen reproduzieren lassen dürfte. Versuche dieser Art, die Oberregierungsrat Dr. Starr und Dr. Bortels, Biologische Reichsanstalt Berlin-Dahlem, für mich ansetzten, zeigten keine eindeutigen Ergebnisse.

Es wurden Proben des larvalen Coecuminhaltes von *T. cziczki* auf zwei Grundnährlösungen übergeimpft, von denen »die eine schwach alkalisch reagierte und Nitrat enthielt (Lösung A) die andere schwach sauer reagierte und Ammonsulfat enthielt (Lösung S)« (Stapp-Bartels 1934, a. a. O. dort auch die genaue Zusammensetzung der Nährlösungen). Als alleinige C-Quelle diente Filtrierpapier. Es zeigte sich in zwei Versuchen, daß cellulosespaltende Bakterien weder unter aeroben noch anaeroben Bedingungen angewachsen waren. Es wuchs in beiden Kulturversuchen Pilzmyzel an, dessen cellulosezersetzender Einfluß auch nach 70 Tagen deutlich war. Anwüchse fanden sich sowohl in saurer als auch in alkalischer Lösung, und zwar *Penicillium*-Arten und Actinomyceten (Strahlenpilze), die in jedem Boden vorkommen. Sie sind aerob. Im Coecum jedoch können nur die Sporen der Pilze vorhanden sein, denn ein Myzel fand sich darin niemals. Eine cellulosespaltende Tätigkeit der Pilze im Darm ist also unwahrscheinlich.

Da im Kot der Larven keine Korrosion pflanzlicher Gewebestrukturen erkennbar ist und in der Kultur der Nachweis einer bakteriellen Cellulosezersetzung nicht gelang, dürfte sich die Tätigkeit der Bakterien wohl auf eine oberflächliche Andauung beschränken. Es ist auch möglich, daß die angewendeten Kulturmethoden für die Anreicherung der spezifischen Symbionten nicht geeignet sind. Daß andererseits Veränderungen vor sich gehen, bestätigen der Geruch der Faeces sowie Beobachtungen an Junglarven: Die eben geschlüpfte Junglarve hat einen farblosen Darmtrakt, aus dem man einen Fetttröpfchenvorrat (Färbung mit Sudan III) ausquetschen kann. Mit diesem kann sich die junge Made bei 21° C 8—9 Tage ohne Nahrung erhalten. Sie wächst dabei sogar um 1,2 –1,7 mm. Nach Ablauf der einwöchigen Hungerzeit findet man keine Fetttröpfchen mehr vor. Bei normal in Erde lebenden Junglarven vermißt man Mikroorganismen während der ersten 4 bis 5 Lebenstage, obwohl solche Larven doch vom 1. Tage an erdige Kost fressen. Bei 6 Tage alten Tieren trifft man schon (20° C) — allerdings noch spärlich — schnell bewegliche Stäbchenbakterien zusammen mit Amöben im Coecum an. Der Blindsack von 7—8tägigen Larven ist dagegen bereits von einer wimmelnden Bakterienflora erfüllt. Zu dieser Zeit ist auch der postembryonale Dottervorrat verzehrt. — Hieraus ergibt sich mit großer Wahrscheinlichkeit, daß trotz der sofort einsetzenden Fraßtätigkeit der Junglarve ihre Ernährung in der 1. Woche ihres Lebens von einem Nahrungsdottervorrat bestritten wird. Die in den ersten Tagen aufgenommene erdige Nahrung dient vornehmlich als Mutterboden für die sich im Coecum entwickelnde Verdauungsflora. Diese ist herangezüchtet, wenn der Dottervorrat zur Neige geht. Wahrscheinlich ist ein schnell bewegliches Stäbchen der cellulosezersetzende Organismus. Er wird von der frisch geschlüpften Larve mit der Nahrung aufgenommen. Später gesellen sich ihm andere für die Verdauung wertlose — je nach dem Aufenthaltsboden verschiedene — Begleitorganismen zu.

Einen gleichartig mit dem vorliegenden Beispiel ablaufenden Fall einer Verdauungssymbiose hat Werner für *Potosia cuprea* analysiert. In dem Fall ist ebenfalls ein auch frei vorkommendes Stäbchen (*Bacillus cellulosam fermentans*), das anaerob lebt, der Cellulosezersetzer. Neben ihm finden sich auch in der Gärkammer der Käferlarve gegen Cellulose indifferente Mikrorganismen vor.

Es scheint nicht möglich zu sein, die Symbiose bei Tipulidenlarven zu sprengen. Ich konnte Larven von *T. paludosa* bei Fütterung mit erdlos gekeimter Gerste monatelang halten und auch zur Verpuppung bringen, aber mir mißlang dieser Fütterungsversuch bei Larven

von *T. czizeki* für die ganze Dauer des letzten Häutungszustandes. Erdlos gehaltene Junglarven gehen ein. Die Larven sind also obligate Erdfresser. Sie bedürfen der erdigen Kost zur Herstellung ihrer Symbioseflora und zu ihrer Aufrechterhaltung über die Häutungen hinweg.

Wegen der engen Beziehung zwischen der Larve und ihren Symbionten dürften auch die optimale Temperatur des Larvenfraßes und damit des Wachstums und der Gewichtszunahme mit dem Stoffwechseloptimum der symbiontischen Bakterien zusammenfallen. Der experimentelle Nachweis dieser Abhängigkeit steht noch aus.

7. Das Nervensystem.

Bodenheimer (1923) erwähnt nur das Zentralnervensystem der Tipulidenlarven. Seine Angaben sind jedoch flüchtig. Im folgenden seien eingehendere morphologische Beobachtungen zur Kenntnis gebracht.

a) Das Zentralnervensystem.

Das zentrale Nervensystem besteht aus dem Supraoesophagealganglion (*G*) und dem homonom gegliederten Bauchmark (Abb. 37), dessen Anfang das Suboesophagealganglion (*S*) bildet. Das Gehirn findet sich hinter, nicht in der Kopfkapsel, und zwar liegt es dem schwertförmigen Fortsatz des Präfrontale dicht an. Die Schlundkonnektive sind deutlich entwickelt. Die Konnektive zwischen den Thorakalganglien sind noch paarig angelegt, während zwischen den Abdominalganglien ein unpaarer Konnektivstrang verläuft. Das erste Abdominalganglion ist dem letzten Thorakalknoten angefügt. Es ist also der Anfang zu einer Konzentration des Bauchmarkes bei diesen primitiven Dipterenlarven schon vollzogen. Das Cerebralganglion und der Anfangsabschnitt der Bauchkette wechseln ihre Lage in der Leibeshöhle nach dem Einziehungszustand der Kopfkapsel. Es sind sieben Abdominalganglien vorhanden, die man an frisch fixierten Larven meist durch die Haut abzählen kann. Bodenheimers Angabe von acht Bauchknoten im Hinterleib trifft nicht zu. Das Endganglion hat tropfenförmige Gestalt im Gegensatz zur Spindelform der interkalaren Ganglien. Es liegt im vorletzten Abdominalsegment und entsendet drei Nervenpaare, deren caudalmedianes das Rectum versorgt. Die beiden anderen treten an die Muskulatur, an die Sinnesorgane der Analpapillen und an die Tracheenlungen am Ursprungsteil der Hauptatemröhren heran.

Vom Suboesophagealganglion entspringen ein Nervus mandibularis, ein N. labialis und ein N. maxillaris, die mit Verästelungen Muskulatur und Sinnesorgane dieser Mundwerkzeuge versorgen. Das Cerebral-

ganglion ist ungegliedert, Proto-, Deuto- und Tritocerebrum nicht unterscheidbar. Lobi optici sind bei der Larve nicht vorhanden. Bodenheimers Befund ist nicht richtig. Die Sehganglien sprießen erst auf dem Puppenstadium. Lateral vom Oesophagus entspringt der N. antennalis aus dem Gehirn. Die weiteren von hier entsandten Nerven werden im folgenden besprochen.

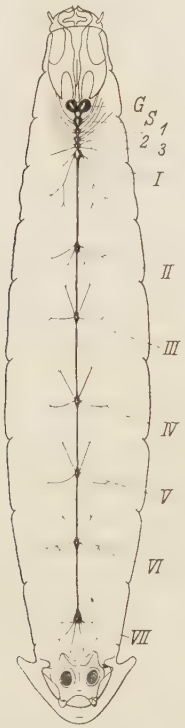

Abb. 37. Zentralnervensystem einer Wiesenschnakenlarve, in den Körperumriß eingezeichnet. Übersichtsbild.
G Gehirn, *S* Suboesophagealganglion, *1, 2, 3* Thorakalganglien, *I, II* ... Abdominalganglien.

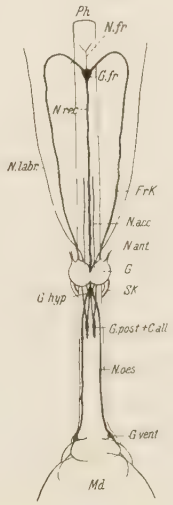

Abb. 38. Schematische Dorsalansicht des Vorderarms und des stomatogastrischen Systems einer Wiesenschnakenlarve. Bezeichnungen siehe Text und die vorhergehende Figur.

b) Das sympathische Nervensystem.

Ein unpaarer ventraler Nerv, wie er z. B. von Zawarzin bei *Aeschna* an jedem Ganglion der Bauchkette nachgewiesen ist und der Stigmen und Tracheen mit Ästen versorgt, fehlt bei den Tipulidenlarven.

Das caudale sympathische System (Nervus splanchnicus) entspringt vom zusammengesetzten Endganglion des Abdomens mit einem sich verzweigenden Ast jederseits von der Mittellinie. Er innerviert den letzten Abschnitt des Rectums.

Das stomatogastrische System (Abb. 38) innerviert den vorderen Darmabschnitt. Vom Gehirn (*G*) entspringen die paarigen Frontal-

konnektive (*FrK* Labrofrontalnerven), die nach vorn ziehen und sich median über dem Pharynx zum Frontalganglion (*Gfr*) vereinigen. Von diesem entspringt ein unpaarer schmächtiger N. frontalis (*Nfr*), der sich an die Pharynxmuskulatur verästelt. Ein paariger Labralnerv (*N.labr.*) nimmt dicht neben der Wurzel der Frontalkonnektive am Cerebrum seinen Ursprung. Er überkreuzt die Frontalkonnektive und zieht seitlich von ihnen nach vorn. Das Frontalganglion entsendet auf der dorsalen Mittellinie des Pharynx einen Nerven unter dem Gehirn hinweg nach hinten, den N. recurrens (*N.rec.*), der in das Ganglion hypocerebrale (*G.hyp.*) einmündet. Von hier ziehen die N. oesophageales (*N.oes.*) beiderseits an der Speiseröhre entlang, und jeder Ast mündet in ein lateral an der Cardia gelegenes Ganglion ventriculare (*G.vent.*), von dem aus weitere Äste den vorderen Teil des Mitteldarms umspinnen. Außerdem treten von den Ventriculargangliën aus Abzweigungen zu den Speicheldrüsen hin. Nach vorn zu entspringen vom Ganglion hypocerebrale (*G.hyp.*) noch zwei Nerven, die beiderseits vom N. recurrens verlaufen. Ich kann sie nicht homologisieren. Sie mögen N. accessorii (*N.acc.*) heißen. Sie verschwinden in der Ringmuskelschicht des Kopfdarms.

Der Aorta (*Ao*), dem cerebralen Abschnitt des Rückengefäßes, liegen die paarigen Pharynxganglien (Abb. 38, *G.post* – *C.all*) dicht an. Diese bilden zusammen mit den Corpora allata ein paar »spindelförmiger Anschwellungen« (Viallanes) lateraldorsal vom Cerebralganglion. Die Körper scheinen der Aortenwand eingefügt zu sein.

8. Bewegungs-, Reflex- und Reizerscheinungen.

Die Schnakenlarven besitzen weder Extremitäten noch Rudimente davon. Aus der antagonistischen Kontraktion der Längs- und Ringfasern ihres Hautmuskelschlauches resultiert eine peristaltische Bewegung. Nimmt man ein Tier aus der Erde, so verfällt es bei der groben Berührung meist in die Kontraktionsstarre (Mechanohypnose) (Abb. 41 b). Tiere in erdlosen Zuchten kontrahieren sich langsamer. Die Larve schiebt beim Erwachen aus der Kontraktionsstarre zuerst die Kopfkapsel vor und glättet sich dann ganz aus. Das Analfeld wird entfaltet. Nach einigen seitlichen Suchbewegungen des Kopfes schickt der »Ämel« sich zur Bewegung an. Bei schnellem Kriechen werden die Mandibeln in den Untergrund eingeschlagen, zumindest wird die Unterseite der Kopfkapsel der Kriechfläche angedrückt.

Ein Bewegungstakt einer auf der Erdoberfläche kriechenden Larve verläuft folgendermaßen: Fast synchron treten am Hinterende eine

Kontraktion der Längsmuskeln und der Beginn einer ringförmigen Kontraktionswelle auf. Die Längskontraktion schiebt die letzten drei bis vier Segmente ineinander und ebbt dann nach vorn hin ab, während die Kontraktion der Ringfasern sich bis in die Thorakalzone der Larve fortsetzt und das Vorderende vortreibt. Wesentlich ist also, daß das Hinterende sich verkürzt, die caudalen Kriechwülste aufsetzen und eine Verdünnungswelle das Tier nach vorn verlängert. Die Längsmuskeln des Thorax und der Körpermitte haben bei der Bewegung auf ebener Fläche geringe Bedeutung. Sie treten beim Einbohren und bei der Bewegung im Boden in Tätigkeit, da durch ihre Kontraktion der Querschnitt der vorderen Segmente vergrößert wird. Die Rauhigkeit des Integuments und die spärliche Beborstung befestigen die Larve im Erdgang.

Das Einbohren erfolgt, indem die Larve in eine kleine Spalte zwischen Erdkrümeln eindringt, mit den offenen Mandibeln voran, dabei den Mittelteil des Körpers hebt und den Vorderkörper versteift, wobei sie zunächst nur über die Thorakalsegmente Kontraktionswellen nach vorn verlaufen läßt. Sie stemmt sich anfänglich mit dem dem Boden aufliegenden Hinterleib ab. Sobald jedoch der Thorax im Boden steckt, hebt die Larve ihr Abdomen empor, das dann frei um 2—2,5 cm in die Luft ragt. Erschöpfte Tiere verharren manchmal eine Weile in dieser Stellung. Normalerweise — und auch die trägen Tiere bei Reizung der Analpapillen — verschwinden die Larven in 0,5—2 Minuten vollständig in einem normalen Wiesenboden. Sobald der Thorax in der Erde steckt, beginnen die Kontraktionswellen am Hinterende der Larve und verlaufen über den ganzen Körper. Die Arbeit des Eindringens mit dem Abdomen in der Luft wird dann allein durch Aufblähung der vorderen Segmente geleistet. Die Larven dringen wie ein Keil in den Boden ein, im Gegensatz zu ihren Puppen oder zu den Drahtwürmern, die sich von der Oberfläche mit bohrenden Drehungen in den Erdboden einwühlen.

Das Vordringen der Larven mittels der prallen Thorakalsegmente läßt sich gut zwischen keilförmig zusammengelegten Glasscheiben beobachten, in deren Winkel die Larven thigmotaktisch hineinkriechen.

Man kann sich ein Bild von der Größenordnung des Druckes machen, den die Larve bei ihrer Bohrarbeit im Boden anwendet, indem man folgende Anordnung benutzt: Es wird die Thigmotaxis der Larve ausgenutzt, um sie auf einem vorgeschriebenen Weg in den abgedunkelten Winkel eines aus Glasplatten gebildeten Keiles hineinzuführen. In der Nähe der Kante findet die Larve eine flache Schicht (1 mm) feuchter Erde, in die sie einzudringen sucht. Dazu muß sie tiefer in den spitzen Winkel des Keils vordringen und muß dabei

die obere Glasplatte heben. Gelingt ihr dieses, so erreicht sie einen Erdhaufen, in den sie vollends hineinkriecht. Der Rand der hebbaren Keilfläche wird belastet. Die untere drückende Kante ist durch Schliff abgeschrägt, so daß man die drückende Fläche schätzen kann. Den Druck des bewältigten Gewichtes samt dem Eigendruck der am offenen Ende unterstützten Glasplatte kann man wägen. Die Ungenauigkeit liegt in der Abschätzung der von der Larve beim Hochdrücken berührten Fläche. Es wurden erwachsene Larven zum Versuch benutzt (*T. paludosa*).

Es ergab sich, daß die Larven ein Gewicht von 50 g (Belastung + Glasplatte) noch allein hoben, und auf Reiz hin krochen einzelne noch unter der mit 70 g drückenden Keilkante hindurch.

Die Berührungsfläche zwischen Glas und Larve war dabei: 6 mm × 4 mm = 0,24 qcm. Das entspricht einem Druck pro Quadratzentimeter von

$$\frac{70}{0{,}24}\,\text{g},\ \text{d. h. } 300\ \text{g},\ \text{d. h. } 0{,}3\ \text{Atm.}$$

In dieser Größenordnung dürfte sich der Wühldruck im Boden und auch der Druck beim Eindringen in den Boden bewegen, und zwar wird es sich um einen Höchstwert handeln, denn freiwillig krochen die Larven nicht mehr unter dieser Last hindurch, sondern nur nach Reizung. Einen Anhalt für diese Angabe bietet die Belastungsfähigkeit der Larve. Es ist bei den Bauern bekannt, daß man eine auf dem Tisch liegende Larve mit der Faust kaum zerschlagen kann. Die Larve kann erheblich flach gedrückt werden, ohne Schaden zu nehmen. Eine 6,5 mm im Durchmesser messende Larve kann man auf eine 2,5 mm dicke Scheibe zusammenpressen. Sofort nach Aufhören des Druckes schnellt die Larve in ihre natürliche Form und beginnt zu kriechen.

Die Sumpfschnakenlarve des letzten Stadiums erträgt aber sogar $\frac{3{,}5}{5} = 0.7$ kg = 0,7 Atm. Belastung zwischen parallelen Glasplatten. Man kann annehmen, daß die Larve durch muskelbewirkte Verschiebung des die Leibeshöhle erfüllenden Blutes etwa ein Drittel des eben noch erträglichen Innendruckes herstellen kann. Das entspricht dem durch Versuch ermittelten Höchstwert von 0,3 Atm. Aus diesem Belastungsversuch erhellt zugleich, welche Bedeutung der Körperflüssigkeit und den Eingeweiden für die Lokomotion der Larve zukommt. Der Innendruck der Larve ist stets so groß, daß bei Verwundung sogleich der Darm herausquillt, der ja in der Leibeshöhle nur der Länge nach aufgehängt, sonst aber nicht befestigt ist. Kleine Wunden werden durch einen gerinnenden Blutpfropf verschlossen.

Bei der Belastungsfähigkeit der Larve von 3,5 kg ist es erklärlich, daß auf Moor- und Wiesenboden durch Walzen noch so hohen

Gewichtes auch nicht eine einzige Larve zerdrückt werden kann. Nimmt man bei einer 20 Zentner schweren Wiesenwalze eine Druckfläche von 150 × 40 cm an, so entspricht das einem Druck von 1000 kg auf 6000 qcm, d. h. 0,17 Atm. Gegen diesen Druck können die Larven sich noch fortbewegen. Gegen Wiesenschnaken ist also das Walzen nur gegebenenfalls eine den Pflanzenbestand fördernde Kulturmaßnahme.

Die Gänge der Larve im Boden verlaufen regellos, bald in Windungen, bald horizontal, streckenweise auch senkrecht, und man findet

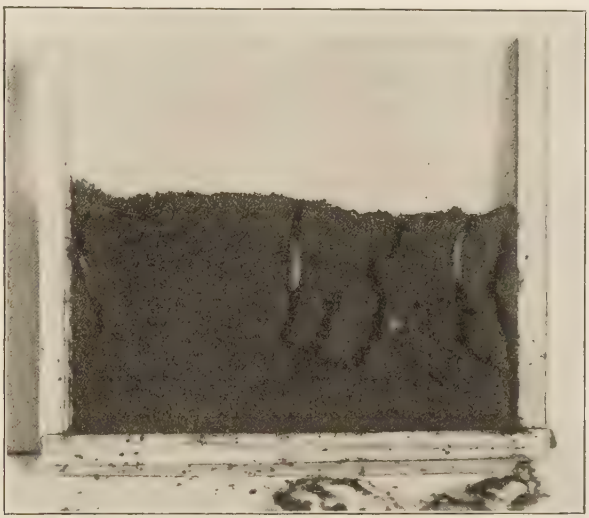

Abb. 39. *Tipula paludosa*, Gängebau der Larve letzten Stadiums. $^1/_4 : 1$.

die Larven kopfauf- oder kopfabwärts darin stecken (Abb. 39). Gräbt man im Freiland von einem oberflächlich sichtbaren Bohrloch aus dem Gange nach, so findet man in allen Fällen die Larve darin. Die Tiere vermögen sich in ihren Gängen umzudrehen, indem sich Vorderende und Hinterkörper parallel aneinanderlegen und durch über den Körper verlaufende Kontraktionswellen Kopf und Hinterende ihre Lage tauschen.

Spontan bewegt sich die Larve in ihren Gängen und an der Oberfläche nur vorwärts. Eine antiperistaltische Bewegung, die im Gang ebenso schnell fördert wie hastiges Vorwärtskriechen, ist biologisch bedeutsam als Fluchtbewegung vor Feinden, z. B. Vögeln (Stare), die nahe an der Oberfläche sitzende Larven ausgraben.

Bodenheimer hat bereits mit den von Doflein (1916) für den Ameisenlöwen angewendeten Methoden Reflex- und Reizbeantwortungserscheinungen bei den Wiesenschnakenlarven untersucht. In einigen Punkten fand ich abweichende Ergebnisse.

Die Umdrehbewegung der Larve wird am häufigsten bewirkt, indem das Vorderende des auf dem Rücken liegenden Tieres sich erhebt, nach rechts oder links umfällt, worauf es sich dann auf die Bauchseite dreht. Zuweilen genügt auch schraubenartige Verdrehung des Körpers allein zur Herstellung der normalen Bauchlage auf einer Unterlage. Ein Lichtrückenreflex liegt bei der Larve nicht vor (Bodenheimer), ist aber auch nicht zu erwarten. In einem Glaskeil kriecht die Larve normal in Rückenlage umher, ohne den geringsten Umdrehversuch zu machen. Hält man eine Larve sanft in seitlicher Lage zwischen zwei Glasplatten, so dreht sie sich allmählich so, daß Rücken und Bauch mit den Druckflächen in Berührung kommen. Dabei kehrt sie ebenso häufig den Bauch nach oben wie nach unten, ohne Rücksicht auf die Schwerkraftrichtung. Die Larven haben also keine statische, sondern eine taktile Oben-Untenempfindung. Sie suchen sich so zu drehen, daß immer die Bauchseite einen Gegenstand berührt. Hier ist das Tier für taktile Reize am empfindlichsten. Nur auf der Erdoberfläche macht die Larve Umdrehbewegungen. Im Boden oder auch in einem feuchten Wattebausch, in den sich die Larven gern einbohren, findet man sie oft in der Rückenlage stecken.

Abb. 40. Schema der Abwehrreflexbewegung einer Wiesenschnakenlarve. Erklärung siehe Text.

Auf lokale, schwächere, kurzdauernde Reize antwortet die Larve durch Seitwärtsschleudern des Körpers (Schleuderreflex). Bei energischem, längerdauerndem Anknelfen der Haut, z. B. mittels einer Pinzette, vertieft sich dieser Reflex zur typischen Abwehrreaktion. Diese besteht in einer Krampfbewegung, bei der sich die Larve zum Ring krümmt, indem Mundwerkzeuge und Stigmen einander berühren und der ganze Larvenkörper sich um seine nun ringförmig gebogene Längsachse wälzt (Abb. 40). Die Bewegung verläuft so, als wenn jeder Querschnitt eines Ringzylinders sich um die Achse mit konstanter Geschwindigkeit drehe. Dabei defäziert die Larve fortgesetzt in ihr Gesicht und ergießt auch Speichel. Die Abwehrbewegung kommt zustande, indem sich die Längsfasern des Hautmuskelzylinders der Reihe nach kontrahieren, etwa so, als veranlasse die Spitze eines Sekundenzeigers die Kontraktion der jeweils berührten Längsfaser. Auf einer

Unterlage bleibt dabei die Larve als Ring liegen. Ergreift man jedoch eine solche sich rollende Larve mit der Pinzette, so dreht sich der ganze ringförmige Körper des Tieres um den Festhaltepunkt. Bodenheimer (1924) beschreibt bereits diese Bewegung, jedoch hält er sie für eine Reaktion auf akute Xylol-, Benzin- oder Benzolvergiftung. In Wahrheit handelt es sich hier nicht um eine Antwort auf so naturfremde Reize wie die dieser chemischen Gifte. Man kann den Reflex bei gesunden Larven beliebig oft durch eine starke Reizung der Haut und nur so hervorbringen. Aus allen noch so tiefen und anhaltenden Refraktärstadien läßt sich die Larve durch Ankneifen der Haut wecken, wobei sofort dieser Reflex auftritt. Fällt der Abwehrreflex aus, so handelt es sich um ein todkrankes Tier. Der Hautreiz kann mechanisch, thermisch oder chemisch sein. Auf Anbrennen der Antennen mittels heißen Platindrahtes bleibt der Reflex aus, auf Berührung einer beliebigen Hautstelle damit setzt er augenblicklich ein. Der Hautreiz kann diffus oder eng begrenzt sein. Es nimmt nicht wunder, daß die Larven auf Xylol, Benzin und dergleichen durch Rollen reagieren, denn diese leicht flüchtigen Stoffe wirken als starke Hautgifte, die die Haut spröde machen, so daß sie verbrennt und platzt. Hieraus erklärt sich zwanglos die von Bodenheimer mitgeteilte krankhafte Steigerung der Empfindlichkeit für taktile Reize bei Xylolvergiftung. Wenn die Haut gereizt ist und Schaden erlitten hat, ist, wie an allen wunden Organen, auch ihre Reizschwelle bedeutend herabgesetzt, und sonst überhaupt unbeantwortete Reize lösen Schleuderreflexe aus.

In diesem Zusammenhang ist auch zu erwähnen, daß die Schnakenlarven nach Besprengen eines Bodens mit Benzin unter Wälzen und Schleudern an der Oberfläche erscheinen. Diese Tatsache wird häufig benutzt, um die Befallziffer auszuzählen (S. 504). In der Praxis trifft man die Meinung an, die Wiesenwürmer litten unter Einwirkung der Flüssigkeiten an Atemnot und suchten ihr so zu entkommen. Das ist jedoch nicht der Fall. Bodenheimer beobachtete, ohne näher zu deuten (1923), daß die Larven sich auch wälzen, wenn nur ein kleiner Hautfleck am Kopf mit dem leicht flüchtigen Stoff benetzt wird, die Atemorgane also gar nicht gelitten haben.

Fettet man Larven ein und unterbindet damit Stigmen- und Hautatmung, so erzielt man dadurch niemals den Abwehrreflex, vielmehr werden die Tiere nur apathisch. Es genügen aber die Verdunstungsgase von einem benzolbenetzten Flaschenstopfen, um augenblicklich heftige Abwehrkrämpfe bei den Schnakenlarven hervorzurufen.

Die Wirkung der vergasten Benzin- oder Benzoldämpfe treibt die Larven auch aus dem Boden. Sie erscheinen unmittelbar nach dem Versprengen des Stoffes über dem Rasen, wenn man die Probe an heißen, trockenen Tagen macht. Gießt man in der Morgenfrühe, so dauert es länger, und noch langsamer kommen sie nach Regen, wenn das Erdreich feucht ist und die Vergasung des

Hautgiftes nur langsam vor sich geht. Man kann zeigen, daß die heftigen, aber noch vollkommen geordneten Bohrbewegungen, mit denen die Larven hervorkommen, nur auf die Reizung der Verdunstungsgase zurückzuführen sind. Fließt nämlich im Versuch einmal die Flüssigkeit einen Bohrgang entlang, so daß die Larve darin benetzt wird, so bohrt sie nicht mehr, sondern dreht sich im Boden unaufhörlich in Krämpfen um die Längsachse.

Schwache Vergiftung vermögen die Larven zu überstehen. Die biologische Bedeutung der Abwehrbewegung mag im Schutz vor angreifenden Kleintieren liegen. Sogar extraintestinal verdauende Käfer dürften mit der Bewältigung einer sich so wehrenden Beute Schwierigkeiten haben, da der turgeszente Larvenkörper sich aus ihrer Mandibelzange herausdreht. Auf gelinde Reize von vorn, z. B. Anstoßen an eine Artgenossin, antwortet die Larve mit dem Rückziehreflex. Die Kopfkapsel wird in zwei Phasen je nach Stärke des Reizes eingezogen.

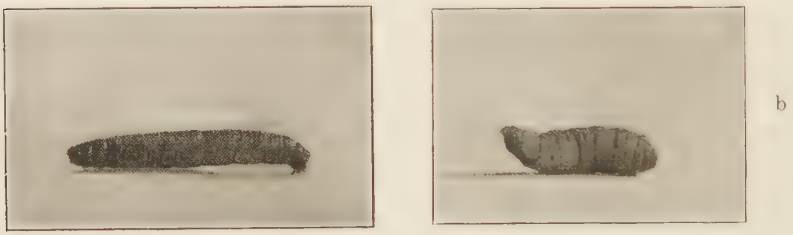

Abb. 41. *Tipula paludosa*, erwachsene Larve. $^3/_4$:1.
a Fast gestreckt, b in Mechanohypnose (Kontraktionsstarre).

Bei mehrmaliger Reizung, oft auch schon nach einmaligem Zurückziehen, steigert sich die Erregung des Tieres zum Schnappreflex. Die Larve fährt auf sich nähernde Gegenstände aus einer Bereitschaftsstellung mit geöffneten Mandibeln zu und schlägt diese in den Feind ein, wobei sie Speichel ergießt und defäziert. Überhaupt ist die Defäkation das Anzeichen einer Reizaffektion bei der Larve. Hat ein Tier ein anderes mit den Mandibeln ergriffen, so kotet häufig zuerst die Angreiferin, ohne daß sich die angegriffene Larve noch verteidigt. Häufig aber auch vertieft sich der Rückziehreflex der Larve zur Mechanohypnose (Kontraktionsstarre) (Abb. 41a und b), einem thanatoseartigen Refraktärstadium von wechselnder Dauer. Es tritt ein bei grober Berührung, beim Ergreifen mit stumpfen Gegenständen, bei Fallenlassen usw. und besteht in einer (wahrscheinlich tonischen) Dauerkontraktion der Längsmuskeln, die die Larven auf 40 bis 50% ihrer gestreckten Länge zusammenziehen. Die Larven sind meist ventral oder seitlich etwas eingekrümmt und verharren in jeder Lage,

z. B. auf dem Rücken (Abb. 41 b) oder auf der Seite. Die Kopfkapsel samt dem 1. Segment ist eingezogen, ferner die blähbaren Afterpapillen eingefaltet; ebenso verschwinden die Stigmen durch mediane Einfaltung des Analfeldes. Häufig hat die kontraktionsstarre Larve Kolbenform. Zuweilen kann man durch Anhauchen oder Beleuchten ein Tier beschleunigt aus der Dauerkontraktion erwecken. Die »Kontraktionsstarre« ist eine Mechanohypnose (v. Lengerken). Sie ist durch starke Reize lösbar, z. B. stets durch Hautreiz, wobei unmittelbar aus der Bewegungslosigkeit der Abwehrreflex abläuft und die Larve ihren Kot zentimeterweit spritzt. Die Dauer der Kontraktion ist verschieden. Oft erreicht man kaum 2 Sekunden, in einem Fall wurde eine erwachsene Larve von *T. paludosa* 45 Minuten unter Ausschluß von Erwärmung belichtet und dann geweckt. Auf alle Fälle genügt ein starker lokaler oder diffuser Hautreiz, um die Larve augenblicklich aus noch so tiefer Unterempfindlichkeit zu wecken. Das ist verständlich, da die Haut bei der Larve das Organ ist, dem die Raumorientierung zufällt, das also auch besonders empfindlich ist.

Bodenheimer (1924) beschreibt noch ein zweites »Refraktärstadium«, das »durch das Ausbleiben jeden direkten Reizeffektes gekennzeichnet« ist. Es handelte sich um Larven »von hyalinem Aussehen, ... in völligem Entspannungszustande der Muskulatur«. Larven in diesem Zustand findet man zwar sowohl im Boden als auch auf der Oberfläche. Ihr hyalines Aussehen rührt davon her, daß bei gestreckter Längsmuskulatur die beiden Haupttracheenstämme und der dunkle Darmtrakt durch die glatte Haut schimmern. Eine absolute Untererreglichkeit konnte ich jedoch bei solchen Larven niemals beobachten. Auf grobe Berührung erfolgte eine — allerdings langsame — Kontraktion. Ebenso übten sie den Abwehrreflex auf Ankneifen in allen Fällen aus, wobei sie defäzierten. Nur solche Tiere blieben entspannt und reagierten nicht auf grobe Hautreize, die sehr geschwächt und krank waren. Solche kranken Tiere haben wohl Bodenheimer vorgelegen (wie auch aus seinen Mitteilungen über Kannibalismus hervorgeht), die allerdings noch langsame Suchbewegungen ausführen können. Das zweite Refraktärstadium Bodenheimers ist nur als krankhafter, also abnormer Schwächezustand anzusehen.

Es gibt keinen physiologischen Zustand der gesunden Larve, in dem ein starker Hautreiz unbeantwortet bliebe. Die Antwort auf Hautreize besteht stets in biologisch wohlbegründeten Schleuder- oder Wälzbewegungen. — Aus dem beschriebenen Verhalten geht hervor, daß vornehmlich der Hautsinn das allgemeine Verhalten der Larve bestimmt. Demgemäß ist verständlich, daß die Thigmotaxis alle anderen Reizwirkungen im Interferenzversuch übertönt. Die Larve zieht einen Platz, an dem sie allseitig Hautberührung hat, den ergiebigsten Nahrungsquellen vor und nimmt auch den Aufenthalt in einem

beleuchteten Gefäß dabei in Kauf. Durch Darbietung von Wänden oder Rillen kann man ihre Marschrichtung bestimmen, wie bereits Bodenheimer angibt.

Der Tastsinn geht bei der Lebensweise der Larve fast ganz im allgemeinen Hautsinn auf. Die Beborstung der Körperoberfläche ist sehr spärlich. Nur das Stigmenfeld wird von sechs Papillen umrahmt (Abb. 17), die je eine endständige Sinnesborste tragen. Die Antennen haben für die Tangorezeption nur geringe Bedeutung. Vernichtet man sie durch Abbrennen oder Verdorren mittels eines heißen Platindrahtes, so bohren sich die Larven in die Erde, fressen auch normal weiter. Auf schwächere Reizungen der Haut (mit einer Borste bekannter Krümmungselastizität) antwortet die Larve durch lokale Abwehrbewegung oder Vorwärtskriechen (Bodenheimer 1924). Gleiche Reize haben dabei nicht immer gleiche Reizerfolge, d. h. die Larve ist je nach Temperatur und Erregungszustand bald mehr, bald weniger empfindlich. Kontraktionsstarre Larven antworten nicht auf schwache Berührungsreize. Starke Hautreize jeder Art beseitigen alle Refraktärstadien und erzeugen spezifische Abwehrreflexe. Die Larven sind negativ phototaktisch offenbar auf Grund einer diffusen Sensibilität. Sie besitzen keinerlei morphologisch nachweisbare Lichtsinnesorgane. Die vorderen Segmente sind reizbarer als die hinteren. Die Lichtscheu ist jedoch nicht so unbedingt, daß sie ausreichte, ein Emporkommen der Larven zu verhindern oder sie in allen Fällen von der Oberfläche zu verjagen. Ein spezifischer Temperatursinn ist bei der Larve nicht vorhanden. Auf Annäherung heißer Gegenstände reagiert sie nicht, und bei direkter Hautberührung umklammert sie häufig den heißen Draht. Im übrigen verhält sie sich wie bei starken Hautreizen. Starke Abkühlung hat keinerlei Reizantwort zur Folge, vielmehr lähmt eine schnell einsetzende Kälteträgheit, z. B. auf einem Eisblock, vorübergehend fast jede Bewegung. Ein Geruchsinn ist nicht feststellbar. Die krampfartigen Abwehr- und Fluchtbewegungen der Larve auf Reiz durch Benzin- oder Benzoldämpfe sind die typischen Reaktionen auf Hautreize. Die Verdunstungsgase sind Hautreizstoffe. Die Wirkung der tropfbar flüssigen Gifte ist noch viel stärker. Auf Nelkenöl reagiert die Larve auch ganz in der Nähe nicht. Der Geschmackssinn ist dagegen leicht nachweisbar. Sein Vorhandensein ist bei der reichlichen Beborstung der Mundhöhlenwände und der Entwicklung der Speicheldrüsen verständlich. Es ist bekannt, daß die Larven zuerst die wertvollen Süßgräser einer Wiese angehen, Sauergräser (z. B. Agrostis-Arten) dagegen überhaupt meiden. Hungrige

Larven fressen Wurzeln lieber als Blätter. Bei Keimlingen fressen die Larven gern die Sproßachse durch. Auch im Experiment kann man den Geschmackssinn feststellen. Tränkt man nämlich ein feuchtes Filtrierpapierstück an einer Stelle mit einem Preßsaft aus jungen Gerstepflanzen, so sieht man nach kurzer Zeit, wie besonders der durchtränkte Fleck von den Mandibeln hungriger Larven angenagt und zerrissen ist. Sie finden diese Stelle nicht von fernher, sondern auf Grund stetiger Prüfung ihrer Umgebung durch Einschlagen der Mandibeln. Die Larve findet ihre Nahrung mittels des Geschmackssinns auf ihren Wanderungen. Sie prüft Wurzeln und grüne Teile, indem sie die Mandibeln hineinschlägt. Ist die Nahrung brauchbar, so beginnt sie zu fressen; von Unbrauchbarem läßt sie ab. Auch der Kannibalismus folgt stets auf eine »Kneifprobe«.

9. Der Kannibalismus.

Bodenheimer gibt an (1923), daß »bei Mangel anderer Nahrung sich die Larven (der Wiesenschnaken) in feuchter Atmosphäre sofort gegenseitig auffressen«. Er führt einerseits den Kannibalismus auf einen Defekt der larvalen chemischen Sinne zurück, andererseits soll der Artgenossenfraß eine »für die Praxis besonders bedeutungsvolle Ernährungsart« sein im Hinblick auf die Eindämmung einer Gradation, gewissermaßen eine biologische Bekämpfung, die neben anderen ökologischen Faktoren den Befall stets in Grenzen hält. »Auf das Konto des Kannibalismus muß ... ein gut Teil der außerordentlich starken Verminderungsquote der Larven im Laufe ihrer Entwicklung zu setzen sein«. de Jong besitzt keine eigenen Beobachtungen über den Artgenossenfraß und läßt die Fragen offen. Deshalb seien im folgenden eingehendere Beobachtungen mitgeteilt.

Nahrungsmangel und feuchte Atmosphäre reichen als Bedingungen zum Kannibalismus nicht hin. Ich habe oftmals fünf und mehr Larven jeglichen Stadiums in einer feuchtgehaltenen kleinen Glasschale (25 ccm Inhalt) bis zu 100 Stunden hungern lassen, ohne daß die Tiere sich auch nur verletzt hätten. Sie schlagen auf Nahrungssuche ihre Mandibeln in alles Vorkommende ein. So sah ich nicht nur bei Hungertieren, sondern täglich und stündlich in allen leicht kontrollierbaren Zuchten, daß sich zwei Larven gleicher oder ungleicher Größe ineinander verbissen hatten. Sie rollten und schleuderten umeinander, defäzierten dabei, ließen sich aber stets nach wenigen Sekunden wieder los und krochen weiter. Verletzungen oder Bißfalten waren nicht zu sehen.

Gegen die Annahme, daß Kannibalismus ein normaler Instinkt der Tipulidenlarven sei, sprechen die Bauverhältnisse des Nahrungsaufnahmeapparates und des Verdauungstraktes. Vom vergleichend physiologischen Standpunkt deuten die Beschaffenheit der Mandibeln,

die Bewegung, auch die Sinnesorganisation der Larve auf ihre Pflanzenfressernatur. Die carnivoren Polyneurenlarven (z. B. von *Pedicia rivosa*) haben sichelförmige Mandibeln und das Coecum fehlt ihnen. Nur bei *Dytiscus* ist bisher auch im Freien Larvenkannibalismus regelmäßig festgestellt worden. Als Gefangenschaftserscheinung ist er bei vielen Insektenlarven bekannt.

Auch unter den Wiesenschnakenlarven kommt Kannibalismus vor, jedoch weder als natürliche Lebensgewohnheit noch als Folge von sensorischen Defekten. Zum erstenmal sah ich kurz nach dem Aussortieren einer Sendung, wie eine 3 cm lange Sumpfschnakenlarve einer etwa 2 cm messenden Herbstschnakenlarve die Haut des Analsegmentes zerkniffen hatte. Die Eingeweide waren herausgepreßt, und die Angreiferin fraß davon. Nach einer Weile ließ sie davon ab und kroch weiter. Andere Tiere fraßen noch vorübergehend an der zu Tode verletzten Larve. Gleich darauf sah ich zwei Tiere gleicher Größe, deren eines das andere (trotz Defäkation des Opfers) angegriffen hatte, daß es blutete. Nachts darauf fand ich auch in einer Erdzucht, die stark übervölkert war (2600 Larven pro qm) um 4 Uhr morgens eine Larve, die an einer anderen fraß.

Da die oben mitgeteilten Fälle von Kannibalismus zum Teil in einer feuchten Kammer bei starkem Licht und $T = 27{,}0°$ C beobachtet wurden, gedachte ich den vermeintlichen kannibalischen Reflex zu reproduzieren, indem ich nach 14 Tagen die Larven aus der Erde nahm und sie einem plötzlichen Wechsel des gesamten äußeren Faktorenkomplexes unterwarf. Sie wurden 30 Minuten in einem Glasgefäß in feuchter Luft stark belichtet und erwärmt. Sie fraßen sich jedoch nicht an. Eine Hälfte der Larven wurde noch mehr mittels Tabakrauchs gereizt. Daraufhin eilten die Larven wie toll umher und bekoteten sich fortgesetzt ganz und gar, ohne jedoch einander zu verletzen. Auch mit zehn *T. czizeki*-Larven anderer Herkunft gelang mir keine Beobachtung, obwohl diese Tiere aus einer Zucht stammten, deren Bestand sich in 12 Tagen um 30% vermindert hatte. Dazu waren sie zur Hälfte vor, zur Hälfte nach der zweiten Häutung, hatten also ungleiche Größe. Der Artgenossenfraß ließ sich also nicht mit den bei der Anfangsbeobachtung herrschenden Bedingungen hervorbringen. Es war daher unwahrscheinlich, daß er auf eine durch äußere Faktoren bedingte Reizschwellenverlegung des Geschmackssinns oder auf dessen Atrophie zurückzuführen sei.

Die Beantwortung der Kannibalismusfrage gründet sich auf folgenden Beobachtungen: Nur solche Tiere wurden von Artgenossen angefressen, die sich nur wenig zur Wehr setzten, z. B. sich nur kontrahierten oder gar das auch noch unterließen. Dabei waren diese Tiere nicht etwa tot, sondern bewegten, schon halb aufgefressen, noch Kopf und Mandibeln. Bei mangelnder Turgeszenz des Opfers vermag die angreifende Larve seine Haut zu durchkneifen, wie man ja auch mit

einer Kneifzange leicht einen luftleeren Fahrradschlauch durchschneidet, der in prallem Zustand den relativ stumpfen Kneifbacken Widerstand bietet. Von einer turgeszenten Artgenossin kann eine angreifende Larve auch nur eine kleine elastische Hautfalte packen, dagegen frißt sie die schlaffe Cuticula eines geschwächten Tieres in sich hinein und beißt und quetscht auf der Falte, bis sie einreißt. Die Larve frißt dann in der Wunde weiter. Niemals sah ich einen Fall von Kannibalismus unter zwei gesunden Individuen. Dagegen fraß z. B. eine einzeln erdlos gehaltene Herbstschnakenlarve, die 12 Tage nach der zweiten Häutung stand und 1,5 cm lang war, trotz zur Verfügung stehender frischer Gerstekeimlinge innerhalb von 3 Tagen zwei gleich große Artgenossen an und vertilgte sie zur Hälfte. Deren Reste wurden herausgenommen und zu dem kleinen Tier wurde eine 2,7 cm lange geschwächte Sumpfschnakenlarve eingesetzt, die aber sogar noch kriechen konnte. Die Nährpflanzen wurden erneuert. Am folgenden Morgen war auch diese Larve von dem halb so großen Angreifer angekniffen und blutete.

Es gilt also, daß weder Hunger noch besondere reizphysiologische Zustände des Angreifers für den Kannibalismus maßgebend sind. Allein die krankhafte Reaktionsmüdigkeit des angegriffenen Tieres ist Bedingung für den Artgenossenfraß. Die Opfer müssen sich nicht wehren können. Daraus erhellt die geringe Bedeutung des Kannibalismus als kalamitätshemmender Faktor (gegen Bodenheimer). Der Kannibalismus mag bei Wiesenschnakenlarven gelegentlich auch im Freien vorkommen. Aber z. B. noch am 19. August 1935 fand ich auf einer Wiese in Burg (Spreewald) Stellen mit 1000 Herbstschnakenlarven auf dem Quadratmeter. Wäre der Artgenossenfraß — wie Bodenheimer meint — ein wesentlicher befallsbeschränkender Damm, so wäre eine solche große Population 4 Monate nach dem Schlüpfen der Junglarven nicht denkbar. Nur kranke Tiere fallen eben dem Kannibalismus zum Opfer, d. h. solche, die ohnehin in den meisten Fällen eingehen würden. Abnorme Bedingungen (Übervölkerung, Nahrungsmangel, extreme Feuchtigkeit, Wärme) befördern nur insofern den Artgenossenfraß, als dann die Anzahl reizmüder, geschwächter Tiere zunimmt. Wenn viele Larven — etwa durch Bakterienbefall — krank sind, kann der Kannibalismus auch dezimierend wirken, da dann eine schnelle Verbreitung der Seuchenerreger per os den Zusammenbruch einer Gradation herbeiführen kann. Unter den beschriebenen Bedingungen konnte ich auch in genau derselben Weise Artgenossenfraß bei 5 Tage alten Sumpfschnakenlarven beobachten.

VII. Biologie der Puppe.

Eine Reihe vergleichender Studien über Tipulinenpuppen hat Beling (1873, 1878, 1886) angestellt. Er beschränkt sich auf Beschreibungen. Für die Puppe von *T. paludosa* führt er an (1873, gekürzt wiedergegeben), vgl. Abb. 42a und b: 24—25 cm lang; 5—5,5 mm dick, schlank, mit scharfen Seitenkanten am Hinterleib, der zart quergerieft ist. Oberhalb der Stirn jederseits ein etwa 1,5 mm langes fein quergerilltes Prothorakalhorn. Die Flügelscheiden reichen bis ans Ende des dritten Abdominalsegmentes, die Fußscheiden bei der ♂-Puppe fast bis an den Hinterrand des fünften, bei der ♀-Puppe bis an die hintere Grenze des vierten Hinterleibsringes.

Das Afterglied der ♂-Puppe ist kuppelförmig abgestumpft (Abb. 42a), ventral mit sechs starken in Querreihe stehenden Zähnen und zwei seitlichen Spitzchen, dorsal mit sechs Dornen im Viereck ausgerüstet. Das Abdominalende der ♀-Puppe weist eine ringförmig die Basis umgebende Gruppe starker Dornen auf. Die dorsalen Legeröhrenscheiden überragen die ventralen (Abb. 42b).

Die Puppe der Tipuliden kann man als Pupa libera bezeichnen. Ihre Flügel- und Extremitätenscheiden sind zwar durch erhärtete Exuvialflüssigkeit der Körperhaut angeklebt, jedoch bleiben sie deutlich erkennbar, und die Enden der Tarsalscheiden heben sich auch von ihr ab. Eine Unterscheidung der Puppen von *T. oleracea*, *T. paludosa* und *T. czizeki* nach morphologischen Merkmalen (Bedornung, Ausbildung der Extremitäten- und Flügelscheiden) gelingt ebensowenig wie bei den Larven. Auch de Jong fand eine Trennung unmöglich.

Etwa 1 Woche vor der Verpuppung stellt die Larve den Fraß ein. Solche Ämel haben in der Regel einen ansehnlichen Fettkörper, der ihnen gelbliches Aussehen gibt, während noch wachsende Larven graue Farbe haben. Der verpuppungsnahe Zustand der Larve wird äußerlich erst 1 Tag bevor die Puppe schlüpft kenntlich. Die Larve ist auf 75% ihrer Länge geschrumpft und ist reaktionsträge. Außerdem verschwinden um diese Zeit die für die Larve typischen Reizantwortbewegungen, und an ihre Stelle treten mit wachsender Deutlichkeit schon die Reflexbewegungen der unter der Cuticula sich bildenden Puppe. Die Verpuppung geschieht einfach in der Erde. In der Regel erscheint die Puppe erst kurz vor dem Schlüpfen der Imago über der Oberfläche. Indessen kommen sie in manchen Fällen auch schon früher empor, ziehen sich bei Licht in die Erde zurück und bohren sich bei Dunkelheit um 0,5—1 cm heraus. Die dicht vor dem Schlüpfen stehende junge Puppe in der Larvenexuvie macht hin und wieder plötzliche drehende Bewegungen. Eine Stelle, unter der der gewölbte Prothorax der Puppe liegt, springt bis an das 1. Abdominalsegment auf, und die Puppe zieht den Leib unter schraubenden Bewegungen aus der Exuvie

(Abb. 43). Die Verpuppung dauert bei normalem Ablauf 16—20 Minuten (22,5° C). Im hinteren Teil der Larvenexuvie findet man die unversehrte Chitinintima des gesamten Enddarmabschnittes bis zum Pylorus mitsamt dem Inhalt. An der Wand findet man häufig Reste der peripheren Hauttracheen der Larve. Die schlüpfende Puppe hat gelblich-

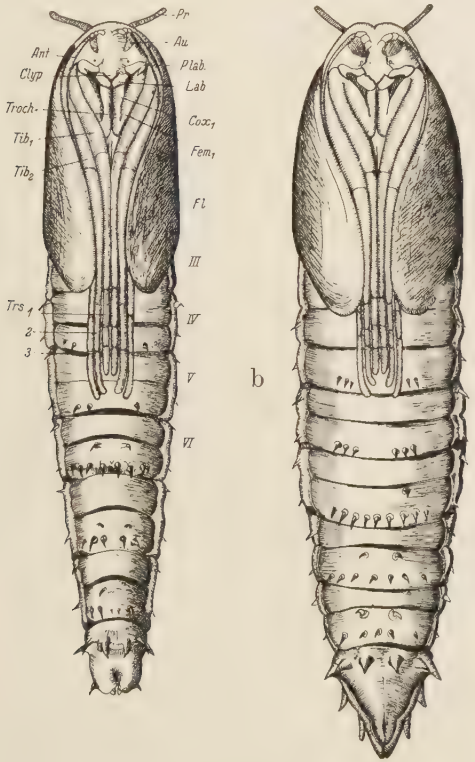

Abb. 42. Abb. 43.

Abb. 42. *Tipula paludosa.* a Männliche, b weibliche Puppe in Ventralansicht. 3,6 : 1. *Au* Auge, *Ant* Antenne, *Clyp* Clypeus, *Cox* Coxa, *Fem* Femur, *Fl* Flügel, *Lab* Labellen, *P. lab.* Palpus labialis, *Pr* Prothorakalhorn, *Tib* Tibia, *Troch* Trochanter, *Trs* Tarsus, *1*, *2*, *3* Beinpaare, *III*, *IV* . . . Abdominalsegmente.

Abb. 43. *Tipula czizeki*, Verpuppung.

weißes Aussehen. Alle Dornen sind noch ohne Pigment, nur die Prothorakalhörner, spezifisch pupale Atemorgane, sind vollkommen aufgefärbt. Bei 22° C ist die Puppe nach 4 Stunden schwach gebräunt. Die Farbtiefe nimmt langsam zu. Gegen Ende der Puppenruhe ist die Cuticula schwarzbraun. Bei 27°—30° C färbt sich die Puppe jedoch schon in wenigen Stunden vollkommen aus. Im Gegensatz zur Larve bohrt die Puppe im Boden mit Hilfe der an jedem Segment ventral

und (schwächer) dorsal ausgebildeten Dörnchenquerreihe wie mit dem Gewinde eines Bohrers.

Die Entwicklung der Puppe folgt der Wärmesummenregel. Eine für die Puppenentwicklung von Sumpf- und Herbstschnake optimale Temperatur gibt es nicht.

VIII. Zusammenstellung der wichtigsten Ergebnisse.

1. In Norddeutschland kommen drei Arten von »Wiesenschnaken« vor, die sich streng unterscheiden:

Tipula paludosa Meig. (Flugzeit August bis September, 1 Generation).

T. czizeki de J. (Flugzeit September bis Oktober, 1 Generation).

T. oleracea L. (Flugzeit Mai bis Juni und September bis Oktober, 2 Generationen [?]).

2. Die Larven der in Deutschland bisher erst für drei Fundorte nachgewiesenen Art *T. czizeki* de J. (Herbstschnake) sind Grünlandschädlinge in derselben Weise und in etwa gleichem Maße wie *T. paludosa* Meig. (Sumpfschnake). Beide Larvensorten sind häufig. Sie finden sich in gemischter Population in denselben Grünlandböden gemeinsam vor.

T. oleracea L. (Kohlschnake) kommt als Schädling nicht in Betracht. Die Art ist in Norddeutschland selten.

3. Die Wiesenschnaken schlüpfen nur nachts aus der Puppe. Den Mücken fehlen Putzreflexe. Im Gegensatz zu allen übrigen Dipteren tritt bei ihnen gelegentlich Akinese ein.

4. Die Imagines nehmen Flüssigkeiten als Nahrung auf, im Freien jedoch nur Wasser. Im übrigen zehren sie von den Vorräten des larvalen Baustoffwechsels. Als Stoffwechselendprodukt wird reichlich NH_3 gasförmig ausgeschieden. Durch Fütterung mit Zuckerlösungen kann man unter sonst gleichen Bedingungen die Lebensdauer der Mücken verlängern.

5. Bei Ausschaltung von Papillensinnesorganen an den Halteren der Mücken sind Flug- und Kriechbewegungen um so mehr beeinträchtigt, je näher die zerstörten Rezeptoren an der Halterenbasis stehen. Erhitzen des Endköpfchens hinterläßt keine Störung. Durch Belastung der Halteren (Verminderung der Schlagfrequenz) kann man eine Skala von Bewegungshemmungen erzeugen.

6. Männliche und weibliche äußere Genitalien verhalten sich bei jeder der drei Wiesenschnakenarten wie zueinander passende Haken- und Ösensysteme. Daher besteht zwischen den Spezies eine Kreuzungsisolation.

7. Mit dem Ablauf der Kopula ergibt sich zwangsläufig eine Drehung des männlichen Hypopygs um 180°. Bei keiner der untersuchten einheimischen *Tipula*-Arten gibt es ein dauerndes »Hypopygium inversum«.

8. Für *T. czizeki* DE J. ist das Geschlechtsverhältnis 1 : 1. Das ist auch für *T. paludosa* MEIG. wahrscheinlich. Wegen größerer Aktivität der Männchen aller Schnakenarten wird im Freiland der Anschein erweckt, als sei das Zahlverhältnis der Geschlechter ungleich.

9. Die Eier von *T. paludosa* entwickeln sich ohne Ruheperiode im August und September, die von *T. czizeki* erst im Frühjahr; allerdings ist ihre Winterruhe nicht obligatorisch. Bei Durchschnittstemperaturen über 8° C läuft die Embryonalentwicklung auch gleich im Anschluß an die Eiablage ab.

10. Die Temperaturabhängigkeitskurve der Eientwicklungszeit bei *T. paludosa* folgt einer JANISCHschen Kettenlinie.

11. Die Junglarven der Wiesenschnaken zeigen gegenüber den älteren Stadien auffällige morphologische Unterschiede.

12. Die älteren drei Larvenstadien sind nur nach Kopfkapselmaßen zu unterscheiden. Morphologische Unterschiede zwischen den Larven der drei Wiesenschnakenarten finden sich nicht.

13. Die Bewegung der Mundteile bei der Larve ist teilweise mechanisch mit der Bewegung der Mandibeln gekoppelt.

14. Die Kopfkapsel der Larve kann mittels besonderer Muskeln in den Körper eingezogen werden. Ein Hautmuskelschlauch dient der Lokomotion des fußlosen Ämels.

15. Der Darmtrakt der phytophagen Larven ist hochspezialisiert. Es sind rein sekretorische Mitteldarmanhänge vorhanden, und ein Enddarmabschnitt steht als Gärkammer im Dienste einer Verdauungssymbiose. Die Histologie des Darmes ist untersucht.

16. Die Larven bedürfen erdiger Nahrung zur Herstellung und Aufrechterhaltung ihrer Verdauungssymbiose. Eine Überpflanzung der Symbionten über mehrere Entwicklungsstadien findet nicht statt. Jede Junglarve erwirbt die Symbioseflora neu.

17. Die Speicheldrüsen sind zweischenklige Blindschläuche mit einfacher histologischer Beschaffenheit.

18. Neben dem Zentralnervensystem ist ein hochentwickeltes stomatogastrisches System bei den Wiesenschnakenlarven vorhanden.

19. Die Larven bewegen sich durch peristaltische Muskelkontraktionen. Auf die gleiche Weise bohren sie auch im Boden. Der Hautsinn vermittelt ihre Raumorientierung.

20. Grobe Reize aller Art beantwortet die Larve mit Mechanohypnose. Starke Hautreize bewirken spezifische reflektorische Schleuder- und Wälzbewegungen.

21. Artgenossenfraß kommt bei Wiesenschnakenlarven vor, jedoch werden nur kranke Tiere davon betroffen. Bodenheimers Angabe, daß gesunde Ämel einander verletzen und auffressen, ist nicht richtig; ebenso entspricht die Folgerung, daß der Artgenossenfraß ein natürlicher kalamitätshemmender Faktor sei, nicht den Tatsachen. Der Kannibalismus ergibt sich aus dem Mandibel-Einschlag-Reflex. Er ist nicht auf defekte Sinnesorgane oder abnorme reizphysiologische Zustände des Angreifers zurückzuführen.

22. Die Puppen der drei Wiesenschnakenlarven unterscheiden sich nicht morphologisch.

Literaturverzeichnis.

Da **Bodenheimer** (1923) ein außerordentlich umfangreiches Literaturverzeichnis mitteilt, sind im folgenden nur neuere (nach 1923 erschienene) Arbeiten aufgezählt, und von den älteren nur solche, auf die im Text ausdrücklich zurückgegriffen ist. Alle übrigen Titel findet man bei **Bodenheimer**; weitere Angaben über Bekämpfungsliteratur bei **Gasow** (1933).

1. **Aldrovandus, U.:** De animalibus insectis, libri septem. Bononiae 1602. — 2. **Bauer, H.:** Die Chromosomen von Tipula paludosa Meig. in Eibildung und Spermatogenese. Z. Zellforsch. **14**, 138 (1932). — 3. **Baumberger, J. P.:** A nutritional study of insects, with special reference to microorganisms and their substrata. J. of exper. Zool. **28**, 1 (1919). — 4. **Becker** (Eutin): Die Tipula und ihre Bekämpfung. Mitt. D.L.G. **1929**, Nr. 44, 67. Auszug in Z. Pflanzenkrkh. **11**, Nr. 6, 295. — 5. **Becker, R.:** Zur Kenntnis der Mundteile und des Kopfes der Dipteren-Larven. Zool. Jb. **29**, 281 (1910). — 6. **Beling, Th.:** Beitrag zur Naturgeschichte verschiedener Arten aus der Familie der Tipuliden. Verh. zool.-bot. Ges. Wien **23** (1873); **28** (1878); **36** (1886). — 7. T. oleracea und T. paludosa. Wien. Entomol. Ztg. **3** (1884). — 8. **Berlese, A.:** Gli Insetti **1**. Mailand 1909. — 9. **Biedermann:** Die Aufnahme, Verarbeitung und Assimilation der Nahrung bei Insekten. In: Winterstein, Handb. d. vgl. Physiol. **2**, 799. — 10. **Bodenheimer, F.:** Beiträge zur Kenntnis von Tipula oleracea L. Zur Schädlingsökologie. Z. angew. Entomol. **9**, H. 1 (1923). — 11. Desgl. Zur Kenntnis der Larve. Zool. Jb. **48** (1924). — 12. Desgl. Imago, Ei und Puppe. Arch. f. Naturgesch. (A) **90**, H. 2, 61 (1924). — 13. Desgl. Anatomie und Biologie der Imago. Z. wiss. Zool. **121**, 393 (1924). — 14. **Bolles Lee, A.:** Les organes chordotonaux des Diptères et la méthode du chlorure d'or. Rec. Zool. Suisse **1**, 685 (1884). — 15. **Brown, J. M.:** Some points in the anatomy of the larva of Tipula maxima. Transact. Linn. Soc. London (2), **11**, 125 (1909). — 16. **Breitsprecher, E.:** Beiträge zur Kenntnis der Anobiidensymbiose. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **11**, 495 (1928). — 17. **Buchmann, W.:** Zur Ernährungsphysiologie normaler und hungern-

der Pyrausta-Raupen. Zool. Anz. **79**, 223 (1928). — 18. Untersuchungen über die Ernährungsphysiologie der Dipterenlarven. 1. Teil: Die Histophysiologie der Sekretion. Z. f. Desinf. (B) **1929**, H. 10. — 19. Desgl. 2. Teil: Die Histophysiologie der Resorption. Ebenda (A) **1930**, H. 1. — 20. **Buchner, P.:** Tier und Pflanze in Symbiose, 2. Aufl. 1930. — 21. **v. Buddenbrock, W.:** Über den Schwirrflug der Insekten. Verh. d. Naturhist. Med. Ver. Heidelberg. N. J. **3**, H. 3, 497 (1916). — 22. Die vermutliche Lösung der Halterenfrage. Pflügers Arch. **175**, 125 (1919). — 23. Über das Vorkommen von Tonusmuskeln bei Insekten. Ebenda **185**, 1 (1920). — 24. Grundriß der vergleichenden Physiologie. Berlin 1928. — 25. **Cuthbertson, Al.:** Studies on Clyde Crane Flies. Entomol. **62** (1929). — 26. The mating habits and oviposition of Crane Flies. Entomol. monthly Mag. **1929**, 141. — 27. **Czizek, K.:** Tipulidae Moravicae. Z. mähr. Landesmus. Brünn; I, **11** (1911); II, **13** (1913). — 28. **De Jong** und **Elze:** Over Emelten. Versl. Med. Plantenziektenkund. Dienst, Wageningen **28** (1922). — 29. **De Jong, W. H.:** Een Studie over Emelten en hare Bestrijding. Ebenda **1925**, Nr. 42. — 30. **Deegener, P.:** Beiträge zur Kenntnis der Darmsekretion. 1. Teil: Deilephila euphorbiae L. Arch. Naturgesch. **75**, 71 (1909). 2. Teil: Macrodytes (Dytiscus) circumcinctus. Ebenda **76**, 27 (1910). — 31. **Dirkes, L.:** Das larvale Muskelsystem und die Entwicklung der imaginalen Flugmuskulatur von Psychoda alternata Say. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **11**, 182 (1928). - 32. **Doflein, F.:** Der Ameisenlöwe. Jena 1916. — 33. **Douence, A.:** Les tipules. Rev. Zool. agricole et appl. **28** (1929). — 34. Sur une invasion de tipules. Rév. path. vég. ent. agric. **11**, 6 (1928). — 35. **Dufour, L.:** Rech. anatomiques et physiologiques sur les Diptères. Mém. prés. Acad. Sci. (math. et phys.) **11** (1851). — 36. **Eckstein:** Über die Verwendung von Ködermitteln zur Schädlingsbekämpfung. Z. angew. Entomol. **18**, 726 (1931). — 37. **Eltringham, H.:** Histological and illustrative methods for Entomologists. Oxford 1930. — 38. **Enderlein, G.:** Studien über die Tipuliden, Limoniiden, Cylindrotomiden, Ptychopteriden. Zool. Jb. **32** (1912). — 39. **Ext:** Die Tipula-Schäden des Jahres 1928 und die daraus für die kommende Vegetationsperiode zu ziehenden Lehren. Landw. Wochenbl. Schlesw. Holst. **29**, Nr. 13. — 40. **Forel, A.:** Das Sinnesleben der Insekten. — 41. **Friederichs, K.:** Die Grundfragen und Gesetzmäßigkeiten der land- und forstwirtschaftlichen Zoologie, 2 Bände. Berlin 1930. - 42. **Gasow, H.:** Die Bekämpfung der Wiesenschnake auf Grünland. Flugblatt Nr. 75 der B.R.A. — 43. Zur Bekämpfung der Schnakenlarven (T. paludosa Meig. und T. oleracea L.) mit chemischen Mitteln. Landw. Jb. **77** (1933). — 44. Voraussage des Auftretens von Wiesenwürmern und deren Bekämpfung durch natürliche Feinde. Landw. Ztg. Westf. u. Lippe **85** (1928). — 45. Ergebnisse neuer Untersuchungen über die Bekämpfung des Wiesenwurms. Mitt. D.L.G. **41**, Stück 19, S. 410 (1926). — 46. **Gerbig, F.:** Über Tipulidenlarven mit besonderer Berücksichtigung der Respirationsorgane. Zool. Jb. **35** (1913). — 47. **Groß, J.:** Untersuchungen über die Histologie des Insektenovariums. Ebenda **18**, 71 (1903). — 48. **Gruhl, K.:** Paarungsgewohnheiten der Dipteren. Z. wiss. Zool. **122**, 205. 49. **Heikertinger, F.:** Allgemeines über die Züchtung von Insekten. In: Abderhalden, Handb. d. biol. Arbeitsmethoden, Abt. 9, 1, 2, 1 (1929). — 50. **Hase, A.:** Über Temperaturversuche mit den Eiern der Mehlmotte (Ephestia kuehniella Zell.). Arb. biol. Reichsanst. Land- u. Forstw. **15**. — 51. **Janisch, E.:** Die Lebens- und Entwicklungsdauer der Insekten als Temperaturfunktion. Z. wiss. Zool. **132**

(1928). — 52. Über die Temperaturabhängigkeit biologischer Vorgänge und ihre kurvenmäßige Analyse. Pflügers Arch. **209** (1925). — 53. Das Exponentialgesetz als Grundlage einer vergleichenden Biologie. Berlin 1927. — 54. Experimentelle Untersuchungen über die Wirkung der Umweltfaktoren auf Insekten. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **17** (1930). — 55. **Jousset de Bellesme:** Rech. exp. sur les fonctions du balancier chez les ins. diptères. Paris 1878. — 56. **v. Lendenfeld, R.:** Beitrag zum Studium des Flugs der Insekten mit Hilfe der Momentphotographie. Biol. Zbl. **23**, 227 (1903). — 57. **v. Lengerken, H.:** Beine als Schwirrorgane. Ebenda **54**, H. 11/12 (1934). — 58. **Lindner, E.:** Diptera. In: Biologie der Tiere Deutschlands. — 59. **Matula, J.:** Untersuchungen über die Funktion des Zentralnervensystems bei Insekten. Pflügers Arch. **138** (1911). — 60. **Maziarski, S.:** Les éléments contractiles dans les couches musculaires du tube digestiv des tipulines. Bull. internat. Acad. Pol. Sci. et des lettres. (B) **2**, 785 (1927). — 61. **McDunnough:** Über den Bau des Darmes und seiner Anhänge bei Chrysopa perla. Arch. Naturgesch. **75**, H. 3 (1909). — 62. **de Meijere, J. C. H.:** Zur Kenntnis des Kopfbaues der Dipterenlarven und -imagines. Zool. Anz. **46** (1916). — 63. Beiträge zur Kenntnis der Dipterenlarven und -puppen. Zool. Jb. **40** (1917). — 64. **Meikle, J.:** Some points in the anatomy of the larva of T. maxima. Transact. Linn. Soc. Siehe Brown (15). — 65. **Morrison, Th. A.:** Species determination of two common crane flies, T. paludosa and T. oleracea. Proc. roy. Phys. Soc. Edinburgh **21**, 4 (1924). — 66. **Oldham, J. N.:** On the final larval instar of T. paludosa Meig. and T. lateralis Meig. Ebenda **21**, 217 (1924). — 67. On the larval stage of Pedicia rivosa L. Ebenda **21**, 33. — 68. **Pflugstaedt, H.:** Die Halteren der Dipteren. Z. wiss. Zool. **100**, 1 (1912). — 69. **Pierre, C.:** Diptères. Tipulides. Faune de France 8. — 70. **Rademacher:** Die wichtigsten Schädlinge unserer Futterpflanzen und ihre Bekämpfung. Mitt. D.L.G. **48**, 312 (1933). — 71. **Rennie, J.:** On the biology and economic significance of Tipula paludosa. Ann. of Appl. Biol. **1917**. — 72. Note upon a Tachinid parasite of Tipula species. Proc. roy. Phys. Soc. Edinburgh **18** (1912). — 73. A mermithid parasite of T. paludosa Meig. Ebenda **21**, 1. — 74. **Riedel, M. P.:** Die palaearktischen Arten der Dipteren- (Nematocera polyneura) Gattung Tipula L. Abh. d. Lehrervereins f. Naturk. in Crefeld **1913**. — 75. Alte und neue Tipula. Arch. Naturgesch. (A) **82** (1916). — 76. **Rittershaus, Cl.:** Studien zur Morphologie und Biologie von Phyllopertha horticola und Anomala aenea. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **8** (1927). — 77. **Röstrup-Thomsen:** Die tierischen Schädlinge des Ackerbaues. — 78. **Rungius, H.:** Der Darmkanal der Larve und Imago von Dytiscus. Z. wiss. Zool. **94** (1911). — 79. **Schmidt, M.:** Vorkommen von T. czizeki de J. in den Provinzen Brandenburg und Sachsen. Z. Insektenbiol. **1930**, Nr. 8/8, 168. — 80. **Schnauer, W.:** Untersuchungen über Tipula-Schäden auf den Grünlandflächen im Havelländischen und Rhin-Luch. Arb. d. Landw.Kammer f. d. Prov. Brandenburg u. f. Berlin, H. 77. Berlin 1931. — 81. Das Schadgebiet der Tipuliden in Deutschland. Z. Insektenbiol. **25**, 113 (1930). — 82. **Schräder, Th.:** Das Hypopygium »circumversum« von Calliphora erythrocephala. Z. Morph. u. Ökol. Tiere 8 (1927). — 83. **Shiuwen Liang:** Morphologie des Hypopygiums usw. von Thaumastoptera. Arch. Naturgesch. **91** (1925/26). — 84. **Smith, Kenneth M.:** Textbook of agricultural Entomology. — 85. **Snodgrass:** Transact. Amer. Entomol. Soc. **30** (1904). — 86. **Stapp, C.** und **Bortels, H.:** Mikrobiologische Untersuchungen über die Zersetzung von Waldstreu. Zbl. Bakter. **10** (1934). –

87. **Stein, P.:** Zur Biologie von Ctenophora atrata L. Zool. Jb. **43**, 23. — 88. **Ulrich, W.:** Die Strepsipteren-Männchen als Insekten mit Halteren an Stelle der Vorderflügel. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **17** (1930). — 89. **Viallanes, M.:** Rech. sur l'histologie d. Ins. et sur les phénom. histologiques qui accompagnent le dév. post-embr. de ces animaux. Ann. Sci. nat. VI S. Zool. **14** (1882). — 90. **Vimmer, A.:** Über die Mundwerkzeuge der Tipulinen- und Pachyrhinenlarven. Casopis Ceske Spol. Entomol. **3**, 43 (1906) (Acta Soc. Entomol. Bohemiae). — 91. Über den Hypopharynx einiger Dipterenlarven aus der Unterordnung Orthorapha. Bibl. Soc. Entomol. Stuttgart **27**, 103 (1912). — 92. **Wardle, A.** und **Taylor, Eliz.:** The cephalic skeleton of contrasting types of Cranefly Larvae. Proc. Zool. Soc. London **1**, 1 (1926). — 93. **Wardle, A.:** The respiratory system of contrasting types of Cranefly Larvae. Ebenda **1**, 25 (1926). — 94. **Weber, H.:** Lehrbuch der Entomologie. Jena 1933. — 95. **Weidling, K.:** Die Beeinflussung der Eiröhrenzahl und -größe einiger Dipteren durch Hunger im Larvalstadium. Z. angew. Entomol. **14**, 69 (1929). — 96. **Weinland, E.:** Über die Schwinger (Halteren) der Dipteren. Z. wiss. Zool. **51** (1891). — 97. **Weißenberg, R.:** Microsporidien aus Tipulidenlarven. Arch. f. Protistenk. **54** (1926). — 98. **Westhoff, F.:** Über den Bau des Hypopygiums der Gattung Tipula Meig. mit Berücksichtigung seiner generischen und spezifischen Bedeutung. Inaug.-Diss., Münster 1882. — 99. **Wettinger, O.:** Das Zirkulationssystem der Tipulidenlarven mit besonderer Berücksichtigung von Tipula selene. Z. wiss. Zool. **129**, 453 (1927). — 100. **Wytsman, P.:** Genera Insectorum, 186. Fasc. (C. Pierre). Tipulidae, Tipulinae. — 101. **Zawarzin, A.:** Über die histologische Beschaffenheit des unpaaren ventralen Nervs der Insekten. Z. wiss. Zool. **122**, 503 (1924).

Lebenslauf

Am 2. Oktober 1913 wurde ich als Sohn des damaligen Landbriefträgers Wilhelm Sellke und seiner Ehefrau Emma Sellke, geb. Jung, zu Schwartowke (Kreis Lauenburg, Pommern) geboren.

Wegen Abtretung Westpreußens an Polen wurde mein Vater 1920 nach Berlin versetzt.

Ich besuchte hier die Volksschule, dann die 5. Oberrealschule (jetzt Jahn-Oberrealschule) und bestand Ostern 1932 die Reifeprüfung. Anschließend studierte ich an der Friedrich-Wilhelms-Universität zu Berlin Naturwissenschaften und Mathematik.

Meine Lehrer waren in der Zoologie die Herren Professoren Hesse, von Lengerken, Marcus, Zimmer; in der Botanik die Herren Professoren Diels und Noack. Die Dissertation verfaßte ich unter Anleitung von Herrn Prof. Dr. Hanns von Lengerken.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig